

**BERICHTE  
aus dem  
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE  
an der  
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL**

**Nr. 312**

**1999**

**Verhaltensänderungen  
der Larven des Ostseedorsches  
(*Gadus morhua callarias*)  
während der Dottersackphase**

von

Norbert Rohlf

DOI 10.3289/IFM-BER-312

---

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden über:

Institut für Meereskunde  
Abt. Fischereibiologie  
Düsternbrooker Weg 20  
24105 Kiel  
FRG

ISSN 0341-8561

# INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1 Einleitung	1
2 Material und Methode	8
2.1 Gewinnung des Eimaterials	8
2.2 Befruchtung der Dorscheier	8
2.3 Erbrütung bei ausreichenden Sauerstoffbedingungen	9
2.4 Erbrütung bei verschiedenen Sauerstoffbedingungen	10
2.5 Verhaltensbeobachtungen an den Dorschlarven	13
2.5.1 Beschreibung der Versuchsanordnung	13
2.5.2 Definition der untersuchten Parameter	14
3 Ergebnisse	15
3.1 Verlauf der Dottersackphase	15
3.2 Beschreibung des Verhaltens der Larven	16
3.2.1 Larvenschlupf	16
3.2.2 Bewegungsformen und Aktivität der Larven	17
3.2.3 Schwimmwinkel der Larven	22
3.2.4 Schwimm- und Sinkgeschwindigkeiten	24
3.3 Einfluß des Sauerstoffs	28
3.3.1 Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf die lebensfähige Brut	28
3.3.2 Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf das Verhalten der Larven	31
3.4 Bedeutung der Hydrographie für die Vertikalwanderung	32
4 Diskussion	36
5 Zusammenfassung	43
6 Danksagung	46
7 Literaturverzeichnis	47
8 Anhang	51

## VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN UND TABELLEN

	Seite
<b>Abb. 1</b>	Sauerstoff- und Salzgehaltsprofil im Bornholmbecken (Mai 98) 3
<b>Abb. 2</b>	Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Erbrütung von Dorscheiern unter kontrollierten Sauerstoffbedingungen 12
<b>Abb. 3</b>	Versuchsanordnung während der Verhaltensbeobachtungen an Dorschlarven 13
<b>Abb. 4</b>	Zeitlicher Verlauf der Ei- und Larvenentwicklung für einige ausgewählte Merkmale 15
<b>Abb. 5</b>	Bewegungsablauf einer schwimmenden Larve 18
<b>Abb. 6</b>	Schema des Bewegungsmusters einer aktiven und passiven Larve 19
<b>Abb. 7</b>	Absinkende und eben wieder aufsteigende Larve 19
<b>Abb. 8</b>	Vertikalaktivität der Larven bei vier verschiedenen Salzgehalten und zunehmendem Alter 21
<b>Abb. 9</b>	Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel sechs Tage alter Larven in einem Salzgehalt von 11 psu und einer Wassertemperatur von 7° C 23
<b>Abb. 10</b>	Schwimmwinkel unterschiedlich alter Larven während des Aufsteigens in der Wassersäule bei einem Salzgehalt von 7, 9, 11, und 13 psu. Für jeden Salzgehalt ist der Verlauf bei drei Temperaturen angegeben 23
<b>Abb. 11</b>	Mittlere Schwimmgeschwindigkeit der Larven in Relation zum Alter der Tiere 25
<b>Abb. 12</b>	Vertikale Schwimmgeschwindigkeit von Dottersacklarven in vier verschiedenen Salzgehalten 26
<b>Abb. 13</b>	Sinkgeschwindigkeit von Dorschlarven bei unterschiedlichem Salzgehalt (ohne Berücksichtigung des Alters der Tiere) 27
<b>Abb. 14</b>	Mittelwerte der Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Alter der Larven und der Salinität (Wassertemperatur 5° C) 28
<b>Abb. 15</b>	Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf den Gesamtschlupf und den lebensfähigen Schlupf (am Ende der Dottersackphase) 29
<b>Abb. 16</b>	Anteil lebensfähiger Brut in Abhängigkeit vom Sauerstoffangebot relativ zum Anteil bei 100% O <sub>2</sub> -Sättigung 30
<b>Abb. 17</b>	Mittlere Vertikalaktivität von Dorschlarven (Alter 6 bis 10 Tage) bei unterschiedlichen Sauerstoffsättigungen (T = 7° C, S = 11 psu) 31
<b>Tab. 1</b>	Löslichkeit von Sauerstoff in Meerwasser bei 15 psu und verschiedenen Temperaturen (Werte bei 7° C gesetzt als 100%) 10
<b>Tab. 2</b>	Temperaturabhängigkeit ausgewählter Entwicklungsmerkmale 16
<b>Tab. 3</b>	Vertikalaktivität der Larven (%) in Abhängigkeit vom Alter der Tiere 20
<b>Tab. 4</b>	Meßwerte der Vertikalprofile im Bornholmbecken (Mai 98) 33
<b>Tab. 5</b>	Parameter zur Kalkulation der Vertikalwanderung 34
<b>Tab. 6</b>	Parameter zur Kalkulation der Vertikalwanderung unter Berücksichtigung des Sauerstoffangebotes 34
<b>Tab. 7</b>	Dauer der Vertikalwanderung zwischen 70 und 30 m Wassertiefe mit Berücksichtigung des Alters der Larven 35

## CONTENTS

	page
1 Introduction	1
2 Material and methods	8
2.1 Origin of egg material	8
2.2 Fertilization of cod eggs	8
2.3 Incubation under sufficient oxygen regime	9
2.4 Incubation under different oxygen levels	10
2.5 Behaviour studies on cod larvae	13
2.5.1 Experimental design	13
2.5.2 Definition of parameters examined	14
3 Results	15
3.1 Progress during yolk-sac stage	15
3.2 Description of larval behaviour	16
3.2.1 Hatching	16
3.2.2 Characteristics of body movements and activity of larvae	17
3.2.3 Swimming angles of larvae	22
3.2.4 Swimming- and sinking speed	24
3.3 Influence of oxygen	28
3.3.1 Influence of oxygen concentration on viable hatch	28
3.3.2 Influence of oxygen concentration on larval behaviour	31
3.4 Importance of hydrographic parameters for the vertical migration	32
4 Discussion	36
5 Summary	43
6 Acknowledgement	46
7 Literature	47
8 Appendix	51

## LIST OF TABLES AND FIGURES

	page
<b>Abb. 1</b> Oxygen and salinity profile from the Bornholm Basin (May 98)	3
<b>Abb. 2</b> Schematic drawing of the experimental design for cod egg incubation under controlled oxygen conditions	12
<b>Abb. 3</b> Experimental design for the behaviour studies on cod larvae	13
<b>Abb. 4</b> Temporal progress of egg- and larvae development for specific features	15
<b>Abb. 5</b> Body motion of swimming larvae	18
<b>Abb. 6</b> Movement pattern for passive and active larvae	19
<b>Abb. 7</b> Descending and early ascending larvae	19
<b>Abb. 8</b> Vertical activity of larvae at four different salinities and impact of age	21
<b>Abb. 9</b> Frequency of swimming angles for six-days old larvae within 11 psu and 7° C water temperature	23
<b>Abb. 10</b> Swimming angles of larvae with different age, ascending in a water column of 7, 9, 11 and 13 psu, respectively. For each salinity, the process during three different temperatures is shown	23
<b>Abb. 11</b> Mean swimming speed of the larvae in relation to their age	25
<b>Abb. 12</b> Vertical swimming speed of yolk-sac larvae in four different salinities	26
<b>Abb. 13</b> Sinking speed of cod larvae in different salinities (irrespective of age)	27
<b>Abb. 14</b> Age- and salinity specific mean sinking speed of larvae (water temperature 5° C)	28
<b>Abb. 15</b> Influence of oxygen concentration on total hatch and viable hatch (at the end of the yolk-sac stage)	29
<b>Abb. 16</b> Influence of oxygen concentration on the proportion of viable hatch in relation to the proportion at 100% O <sub>2</sub> -saturation	30
<b>Abb. 17</b> Mean vertical activity of cod larvae (aged 6 to 10 days) at different oxygen saturations (T = 7° C, S = 11 psu)	31
<b>Tab. 1</b> Solubility of oxygen in sea water at 15 psu and different temperatures (values at 7° C set as 100%)	10
<b>Tab. 2</b> Temperature-dependance of selected features of development	16
<b>Tab. 3</b> Age-specific vertical activity of larvae (%)	20
<b>Tab. 4</b> Measurements of vertical profiles from the Bornholm Basin (May 98)	33
<b>Tab. 5</b> Parameters used for the calculation of the vertical migration	34
<b>Tab. 6</b> Parameters used for the calculation of the vertical migration in consideration of the oxygen supply	34
<b>Tab. 7</b> Duration of vertical migration between 70 und 30 m depth in consideration of the age of the larvae	35

## Summary

The main subject of this thesis is to describe the behaviour of Baltic cod larvae during the yolk-sac stage. Towards this end, cod eggs were incubated under controlled conditions and larval behaviour was monitored during its further development utilising a video-system. The obtained data were examined with respect to general behaviour patterns, e.g. activity rates and swimming speed, as well as the influence of salinity, temperature and oxygen saturation on this rates. The results were interpreted especially with respect to the importance of the first vertical migration of young cod larvae from hatching depths to shallower water layers. This initial migration is a prerequisite for successful development of start-feeding larvae with sufficient prey concentrations and necessary light levels for prey detection in upper water layers.

The experiments demonstrated that larval behaviour is not identical during development, but is depending on developmental progress within the yolk-sac stage. Larval behaviour is characterised by alternation of active and passive components. In contrast to newly hatched larvae, which are largely inactive, the vertical activity of four-day old larvae increases distinctively and shows maximum values between day six and ten post-hatch. Increasing activity ratios are in time with the completeness of eye pigmentation. The highest activity rates appear in conjunction with the mouth-opening of larvae. A reduction of vertical activity can be observed when the energetic reserves in the yolk-sac are depleted.

Also the swimming ability of larvae is age-depending, it increases up to yolk-sac depletion. Mean swimming speed was determined as about 8 mm/sec. Correspondingly the sinking speed of inactive larvae increases with ongoing development, influenced decisively by the ambient salinity with higher sinking speed at lower salinity. On the other hand no influence of salinity on the swimming speed of active larvae was detected.

A successful migration into the euphotic zone can be accomplished only when activity ratios and swimming speed overexceed the sinking rate of larvae in the low saline surface layers of the Baltic. Larvae which were incubated at 7° C are able to perform this vertical migration from their fifth day of development onwards. As the jaws are functional from day six post-hatch and the point-of-no-return is reached at day ten, a time-window of four days is open to the larvae to start exogenous feeding. It is evident from the estimates that Baltic cod larvae are able to ascend into upper water layers within few hours. Thus the low salinity of the surface water is not a critical factor for the vertical migration of larvae.

Also the temperature has only a limited impact on the vertical migration. An increase in temperature shortens the time needed for larvae's development and therefore the time span between functional jar formation and depletion of endogene reserves. However, this appears to be not of importance keeping in mind the rather limited duration needed for accomplishing the vertical migration. A more pronounced impact of temperature may be encountered when extreme differences between the ambient water temperature above and below the halocline will occur.

The experiments determining the influence of oxygen saturation on the percentage of viable larvae shows that a reduction of oxygen results in a higher mortality up to the end of the yolk-sac stage. No viable hatch was observed below 2 ml O<sub>2</sub>/l. This is in close agreement with threshold values for cod egg development from literature. Based on the experimental results it is possible for the first time to describe the influence of oxygen on the amount of viable fry also above this threshold level.

In contrast to the influence on egg and larvae mortality, oxygen has only a limited impact on the initial migration. Even reduced oxygen saturation does not inhibit a successful vertical migration. Below 60% oxygen saturation the vertical activity decreases, but not to an extend that an upward migration is completely impossible. Only 20% oxygen saturation combined with a salinity of 11 or below serves as a limiting factor for the vertical migration, due to the low activity rate in conjunction with high sinking speed of larvae. This may have negative implications for successful larval development in the Bornholm Basin in years with a minimum of oxygen in intermediate water layers, because the larvae are unable to cross these layers. Such conditions can be observed in the Gotland Basin more frequently, where they will stop a successful migration into the euphotic zone over a broad depths range and therefore makes a successful recruitment of the cod stock more difficult.

In conclusion, Baltic cod larvae are able to cope with the essential first-feeding migration without major difficulties and therefore this migration can not be regarded as a limiting process for larvae survival. Shifts in behaviour are coupled to morphological progress and enables a relatively fast first vertical migration right in time to establish external feeding. However, the success of this migration can be endangered under specific oxygen and salinity conditions, especially intermediate oxygen depletion zones in low saline environment.

## 1. Einleitung

Viele marine Nutzfische besitzen freischwebende Eier. Diese haben ein geringes spezifisches Gewicht und oftmals spezielle, auftriebverleihende Einschlüsse (z.B. Ölkugeln), die eine Entwicklung in höheren Wasserschichten mit relativ guter Sauerstoffsättigung sicherstellen.

So besitzt der atlantische Kabeljau (*Gadus morhua* L.) pelagische Eier, die sich bei Salzgehalten um 35 psu nahe der Oberfläche entwickeln. Sie unterliegen daher während der Ei- und Larvenentwicklung i.a. keiner Sauerstoffbegrenzung, wie dies für die benthischen Eier des pazifischen Dorsches (*Gadus morhua macrocephalus*) der Fall sein kann (Alderdice & Forrester 1971).

Die Entwicklung der pelagischen Eier des Ostseedorsches (*Gadus morhua callarias* L.) kann ebenfalls sauerstofflimitiert sein. In der zentralen und östlichen Ostsee ist der Salzgehalt im Oberflächenwasser so gering, daß die Dorscheier hier nicht mehr schweben können. Die Laichplätze des Dorschbestandes in der zentralen Ostsee beschränken sich daher auf die tiefen Becken östlich der Insel Bornholm (Bornholmbecken, Danziger Tief, Gotlandbecken), wo sich die Eier innerhalb und unterhalb der permanenten Salzgehaltssprungschicht entwickeln können (Strodtmann 1906, Mielck & Künne 1935, Kändler 1944). In diesen Tiefen ist der Gehalt an gelöstem Sauerstoff stark von den hydrographischen Bedingungen abhängig.

Die Ostsee stellt eine Abfolge von Becken dar, die durch nur geringe Schwellentiefen miteinander verbunden sind. Der Salzgehalt im Oberflächenwasser der Becken reduziert sich fortschreitend von West nach Ost. Die hydrographische Situation ist geprägt durch eine starke vertikale Schichtung in den einzelnen Becken, sowohl im Hinblick auf Temperatur und Salzgehalt als auch auf die Konzentration von gelöstem Sauerstoff.

Eine permanente Salzgehaltssprungschicht trennt das relativ salzarme Oberflächenwasser (< 8 psu) ganzjährig vom salzreicheren Tiefenwasser. Zusätzlich bildet sich im Sommer eine Thermocline in 20 bis 30 m Tiefe aus, so daß dann insgesamt eine dreilagige Schichtung entsteht mit einer salzarmen, relativ warmen Deckschicht, einem intermediären Zwischenwasser, in dem sich kalte Wintertemperaturen bis weit in den Sommer hinein erhalten können, sowie einer salzreichen, saisonal relativ ausgeglichen kühlen und sauerstoffarmen Bodenschicht. Diese dreilagige Schichtung bleibt bis zum Verschwinden der Thermocline im Herbst bestehen.



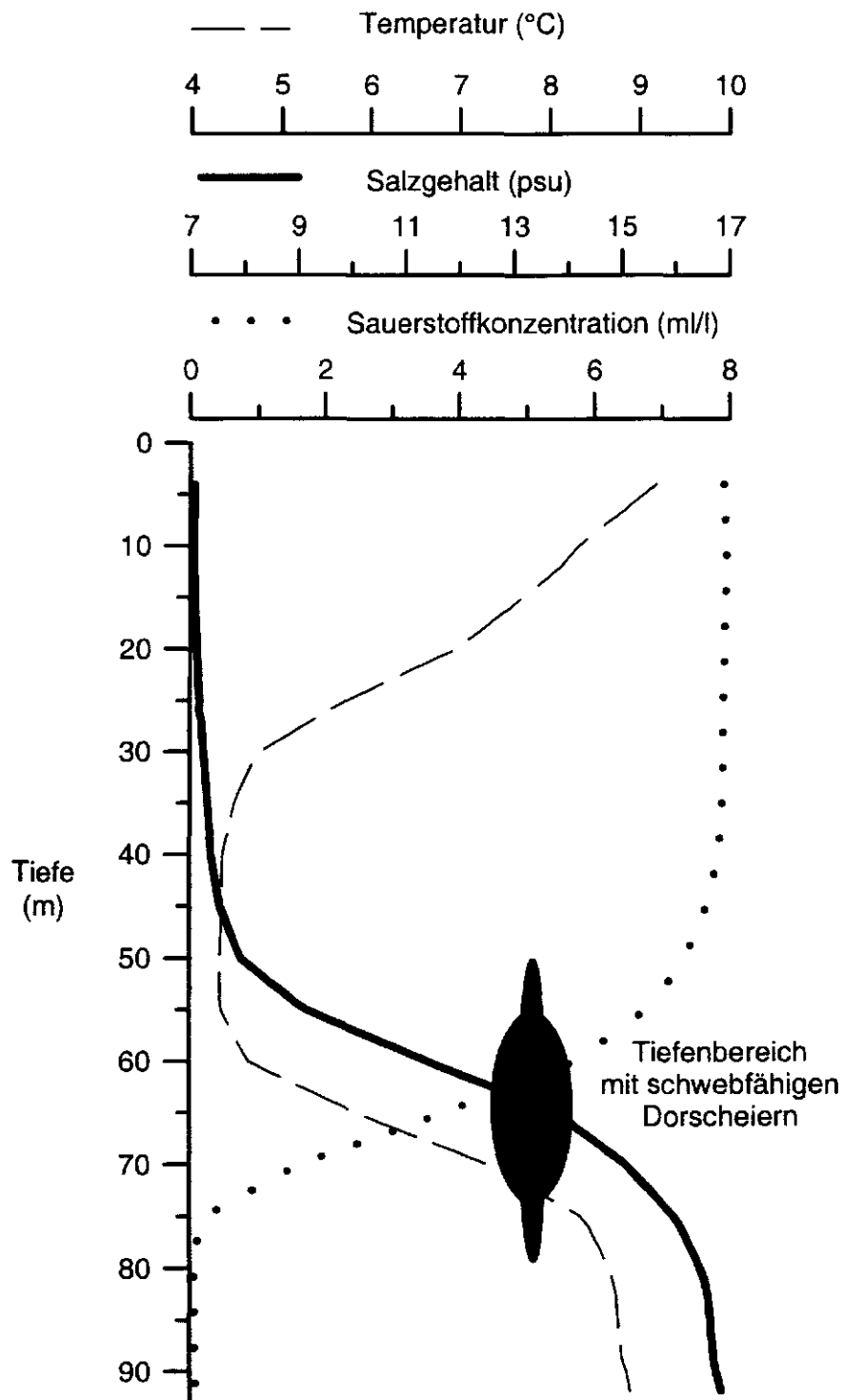
Die starke Schichtung unterbindet weitgehend einen Wasseraustausch durch Vertikal-konvektion, so daß die biologischen Zehrungsprozesse unterhalb der Haloclinen zu einer kontinuierlichen Abnahme des Sauerstoffgehaltes im Tiefenwasser führen, die nur durch horizontalen Austausch aufgehoben werden kann.

Bei mangelndem horizontalen Austausch des Tiefenwassers (Stagnationsperioden) kann sich der Sauerstoffgehalt unterhalb der Haloclinen über mehrere Jahre hinweg immer weiter verringern bis schließlich anaerobe Verhältnisse mit Auftreten von freiem Schwefelwasserstoff entstehen. In einigen Bereichen sind diese Bedingungen regelmäßig anzutreffen und können sich während der Stagnationsphasen erheblich ausweiten.

Als Beispiel für die Tiefenschichtung sind in Abbildung 1 Vertikalprofile von Salzgehalt, Temperatur und Sauerstoff aus dem Bornholmbecken vom Mai 1998 dargestellt.

Ein Wasseraustausch in den Becken unterhalb der Salzgehaltssprungschicht und eine Unterbrechung von Stagnationsperioden wird ermöglicht durch unregelmäßige Einstromereignisse, d.h. Wassereinschübe wechselnder Stärke aus der Nordsee bzw. dem Skagerrak/Kattegat. Dabei wird salz- und sauerstoffreiches Nordseewasser in die Ostsee gedrängt, wo es je nach Stärke des Einstroms durch die Becken nach Osten fließt. Aufgrund seines hohen spezifischen Gewichtes ordnet sich das Nordseewasser in den Ostseebecken in Bodennähe ein und verdrängt vorhandenes altes Tiefenwasser. Wie weit das neue Tiefenwasser dabei bis in die östlichen Becken vordringen kann, wird sehr wesentlich durch die herrschenden Windlagen bestimmt. So tragen mehrtägige starke Westwinde zur Erneuerung des Tiefenwassers im Bornholmbecken bei (Matthäus & Franck 1992), während für einen Weitertransport in das Danziger Tief und das Gotlandbecken vor allem nördliche und östliche Winde dienlich sind (Krauss & Brügge 1991).

Wie eingangs erwähnt, stehen dem Ostseedorsch als Folge der ausgeprägten halinen Schichtung nur die tiefen Becken als Laichgebiete zur Verfügung. Während eine erfolgreiche Befruchtung der Eier ab Salzgehalten oberhalb von 11 psu möglich ist (Westin & Nissling 1991), benötigen die Eier Salzgehalte von 12 psu und mehr zum Schweben. Wieland & Teichmann (1997) fanden in Felduntersuchungen freischwebende Eier bei Salzgehalten zwischen 12,0 und 15,2 psu. In Laborexperimenten zur Schwebfähigkeit von Eiern des Ostseedorsches ermittelten Nissling & Westin (1991) einen erforderlichen Salzgehalt zwischen 12,3 bis 16,9 psu (Mittelwert 14,4 psu), wobei gegen Ende der Eiphasse die Schwebfähigkeit der Eier leicht abnimmt. Bei geringeren Salzgehalten sinken die Eier zu



**Abb. 1:** Sauerstoff- und Salzgehaltsprofil im Bornholmbecken (Mai 98). Mittelwerte aus 12 Stationen mit mindestens 80 m Wassertiefe.

Boden, wo eine erfolgreiche Entwicklung z. B. aufgrund des geringen Sauerstoffangebotes und der drohenden Verpilzung im allgemeinen nicht möglich ist. Die Eier des Ostseedorsches schweben beispielsweise im Bornholmbecken meist in Wasserschichten unterhalb 55 m. In diesen Tiefenbereichen kann es jedoch zu gravierendem Sauerstoffmangel kommen. Parallel zur permanenten Salzgehaltsschichtung tritt eine Sauerstoffsprungschicht auf, deren Stärke vom  $O_2$ -Eintrag während der Einstromereignisse und von der  $O_2$ -Zehrung im Tiefenwasser abhängig ist. Wieland (1995) zeigt, daß die Entwicklung von Eiern des Ostseedorsches unterhalb von  $2 \text{ ml } O_2 \text{ l}^{-1}$  nicht mehr möglich ist. Während Zeiten stagnierenden Tiefenwassers kann dieser Grenzwert im Bornholmbecken z.B. zwischen 70 und 80 m Tiefe liegen (Abb. 1). Die vertikale Verteilung der Dorscheier ist im Bornholmbecken somit im wesentlichen auf einen Tiefenbereich von 55 – 75 m beschränkt, nach oben begrenzt durch den abnehmenden Salzgehalt und die geringe Schwebfähigkeit der Eier, nach unten durch erhöhte Sterblichkeit aufgrund des Sauerstoffmangels. Wie die Larven von reduzierten Sauerstoffwerten beeinflusst werden, ist nur wenig untersucht worden. Nissling (1994) zeigt erhöhte Sterblichkeit für zwei bzw. vier Tage alte Larven unterhalb  $3 \text{ mg } O_2 \text{ l}^{-1}$  ( $\sim 2,3 \text{ ml/l}$ ).

Da die Schwebfähigkeit der Eier zwar gegen Ende ihrer Entwicklung leicht abnimmt, sich aber insgesamt nicht grundlegend ändert (Nissling & Westin 1991), schlüpfen die Larven auch im Gesamtbereich der Eientwicklung. In diesen Schichten ist nur wenig bis gar kein Licht vorhanden, auf das die Larven als visuelle Jäger zum erfolgreichen Fangen ihrer Beute jedoch angewiesen sind. Auch ist das Evertebratenplankton mit den potentiellen Beutetieren der Larven in seiner Vertikalverteilung weiter zur Oberfläche orientiert und zeigt ein Maximum zwischen 10 und 40 m Tiefe (Dahmen 1995). Daher ist anzunehmen, daß die Larven während der Dottersackphase bzw. vor dem Erreichen des „point-of-no-return“, also des Zeitpunktes, bis zu dem sie spätestens exogene Nahrung aufgenommen haben müssen, eine gleichsam initiale Vertikalwanderung in die euphotische Zone unternehmen, in der sie genug Beuteorganismen im richtigen Größenspektrum und ausreichend Licht zum erfolgreichen Jagen vorfinden. Da die Larven in diesem frühen Entwicklungsstadium noch nicht über eine funktionierende Schwimmblase verfügen (Ellertsen et al. 1980), sind sie gezwungen, diese Strecke aktiv schwimmend zurückzulegen.

Die im Bornholmbecken mit vertikalauflösenden Netzfängen erfaßten Verteilungsmuster von Dorschlarven legen eine solche Initialwanderung nahe. Wenige Tage alte Dottersacklarven waren hauptsächlich in den Tiefen anzutreffen, in denen auch die Eier ihre größte Häufigkeit

hatten. Oberhalb der Halocline dominierten zehn bis sechzehn Tage alte Larven, die über das Dottersackstadium hinaus und zur exogenen Ernährungsweise übergegangen waren (Grønkjær & Wieland, 1997). Die Verteilung der älteren Larven war dabei nicht einfach durch die Beleuchtungsstärke bedingt, sondern durch eine Kombination aus Lichteinfall und verfügbarer Nahrung.

Auch für den rein marinen Bereich werden altersabhängige Unterschiede in der Vertikaleinstellung der Larven beschrieben.

So stellen Coombs et al. (1981) fest, daß die maximale Abundanz von Makreleneiern (*Scomber scombrus*) im Nordatlantik mit sechs bis acht Metern deutlich oberhalb der Vertikaleinordnung der Eier liegt. Für den Blauen Wittling (*Micromesistius poutassou*) berichten sie, daß die ersten Larvenstadien (Länge < 2,5 mm) in über 400 m Tiefe anzutreffen sind. Dies ist der Bereich, in dem auch die Eier schweben. Larven zwischen 2,6 und 5,0 mm treten in Wasserschichten von 100 m bis zur Oberfläche auf und noch größere Tiere haben ihre höchste Abundanz oberhalb 40 m Wassertiefe.

Die Myctophiden-Art *Benthosema pterotum* laicht ebenfalls in größeren Wassertiefen. Gjoesaeter & Tilseth (1988) berichten, daß die Eier aufgrund ihrer positiven Schwebfähigkeit langsam in der Wassersäule aufsteigen. Die Larven schlüpfen noch in Tiefen über 50 m, während die älteren Stadien nach aktiver Nahrungsaufnahme oberhalb von 50 m verteilt sind.

Die Larven des Alaska-Pollacks *Theragra chalcogramma* schlüpfen in Tiefen über 150 m, treten dann aber überwiegend innerhalb der oberen 50 m der Wassersäule auf, in denen sie die notwendige Dichte an Nahrungsorganismen vorfinden (Kendall et al. 1994). Diese Vertikalwanderung wurde in Laborexperimenten näher untersucht und von Olla et al. (1996) beschrieben. Während der ersten Tage nach Schlupf verbleiben die Larven in Tiefen unterhalb 150 m. Sie verhalten sich positiv geotaktisch und vermeiden ein Aufsteigen in der Wassersäule. Fünf bis sieben Tage nach Schlupf dreht sich dieses Verhalten in eine negative Geotaxis um und die Larven schwimmen nach oben (Davis & Olla, 1994; Olla & Davis, 1990). Durch dieses Verhalten wird es den Larven ermöglicht, vor Erreichen des „point-of-no-return“ (acht bis zehn Tage nach Schlupf; Bailey & Stehr, 1986) Wasserschichten mit ausreichend Licht und Nahrung zum weiteren Aufwachsen aufzusuchen. Für das Überwinden der entsprechenden Vertikaldistanz von 150 m benötigen die Tiere zwischen einem und zwei Tagen.

Eine solche Initialwanderung vor oder mit Aufnahme der exogenen Ernährungsweise ist generell für die Larven all derjenigen Fischbestände zu vermuten, deren Eier und frisch geschlüpfte Larvenstadien deutlich tiefer verteilt sind als die Larvenstadien gegen Ende der Dottersackphase, d.h., bei denen die ökologischen Anforderungen der Larven zum Überleben nicht mit den abiotischen und biotischen Gegebenheiten in den Vertiefungen der frühen Dottersacklarven übereinstimmen.

Für Dottersacklarven des Ostseedorsches wurden erste Experimente von Waller & Rosenthal durchgeführt (1995). Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß die Larven tatsächlich aktiv im Wasser aufsteigen, wobei ihre Körperachse relativ senkrecht zur Waagerechten ausgerichtet ist. Die Sinkgeschwindigkeiten der Tiere sind um so größer, je geringer der Salzgehalt ist. Da die gemessenen Schwimmgeschwindigkeiten jedoch die Sinkgeschwindigkeit übersteigen, sind die Tiere zumindest theoretisch in der Lage, höhere Wasserschichten aufzusuchen.

Nissling et al. (1994) beschreiben die Aktivität und Schwimmgeschwindigkeit von Dottersacklarven, deren Elterntiere aus dem Gotlandbecken stammen. Bei Salzgehalten zwischen 5 und 15 psu finden sie keinen signifikanten Einfluß des Salzgehaltes auf die Schwimmgeschwindigkeit, wohl aber einen Anstieg der Vertikalaktivität bei fortschreitender Entwicklung der Tiere. Die größte Aktivität zeigen Larven zwischen dem sechsten und zehnten Tag der Dottersackphase, danach nimmt die Aktivität wieder ab. Einen ähnlichen Verlauf des Aktivitätsmusters berichtet Skiftesvik (1992, 1994) für atlantische Dorschlarven.

Inwieweit die Larven des Ostseedorsches bei den im Bornholmbecken anzutreffenden niedrigen Salzgehalten in der Lage sind, eine Initialwanderung durchzuführen, ist experimentell noch nicht näher untersucht worden. So ist nicht bekannt, welche Aktivitätsmuster und Schwimmgeschwindigkeiten die Tiere während der gesamten Dottersackphase aufweisen und welches Zeitfenster ihnen zum Aufsuchen der höheren Wasserschichten überhaupt zur Verfügung steht. Ebenso wenig ist über die Faktoren bekannt, die diese Wanderung auslösen oder beeinflussen können. So kann beispielsweise der relativ geringe Salzgehalt in den oberen Wasserschichten höhere Sinkgeschwindigkeiten der Larven bedingen, die eine Kompensation durch vermehrte Aktivität oder höhere Schwimmgeschwindigkeiten erforderlich machen. Dies wiederum könnte verbunden sein mit einem stärkeren Energieverbrauch der Tiere und somit ein längeres Verweilen in den oberen Wasserschichten erschweren. Eine ebenfalls zentrale Bedeutung für die Initialwanderung

kann dem Gehalt an gelöstem Sauerstoff in den Schlupftiefen der Larven zukommen. Dieser kann sich nicht nur auf die Sterblichkeit der Eier und Larven, sondern auch auf die Aktivität und Geschwindigkeiten der Larven auswirken und somit vielleicht ein Verlassen der entsprechenden Wasserschichten erschweren oder unmöglich machen.

Im Rahmen eines internationalen Projektes über die Rekrutierung des Ostseedorsches (Baltic Cod Recruitment Project, CORE) sollte die vorliegende Studie versuchen, die Bedeutung dieser ersten Vertikalwanderung für das Überleben der Tiere näher zu beleuchten, um ihre Implikationen für eine erfolgreiche Rekrutierung des Ostseedorsches besser beurteilen zu können. Dabei sollte sowohl das generelle Verhalten der Larven während der gesamten Dottersackphase als auch ihre Reaktion auf die ausgewählten Parameter Salzgehalt, Temperatur und Sauerstoff Gegenstand der Untersuchung sein. Ebenso sollte die Bedeutung des Sauerstoffangebots für das Gesamtaufkommen an lebensfähigen Larven betrachtet werden.

## 2. Material und Methode

### 2.1 Gewinnung des Eimaterials

Die Abteilung Fischereibiologie des IfM Kiel unternahm im Rahmen des CORE- Projektes während der Jahre 1995 bis 1998 mehrere Seereisen mit FS „ALKOR“ in die Ostsee. Einige dieser Reisen (Al 82, 85, 99, 101, 116, 129, 130) konnten zur Gewinnung von Laichmaterial genutzt werden. Sämtliche dafür verwendeten Fänge stammen aus dem Bornholmbecken und wurden mit einem Engel-Kombitrawl durchgeführt.

Direkt nach Einholen des Netzes wurde der Fang auf laichreife (fließende) Dorsche untersucht. Dazu wurden die Fische abgeschlagen und durch Druck auf die Flanken der Tiere die Laichbereitschaft getestet. Es wurden in den Experimenten nur solche Fische verwendet, die ihre Geschlechtsprodukte schon auf leichten Druck hin abgaben.

Den Weibchen wurde die Körperunterseite gesäubert und die Ovarien vorsichtig abgestreift (sowohl links- als auch rechtsseitig). Die aus der Kloake austretenden Eier wurden trocken und je Weibchen separat in Bechergläsern aufgefangen und in ein an Bord befindliches Kühllabor verbracht. Mit männlichen Dorschen wurde in entsprechender Weise verfahren. Allerdings wurde hier in einem Becherglas ein Spermiencocktail aus fünf möglichst unterschiedlich großen Tieren zusammengestellt, um einen individuellen Einfluß der Männchen auf das Befruchtungsergebnis von vorn herein auszuschließen.

Traten während des Abstreifens Vermengungen mit Darm- oder Blaseninhalt oder sonstige Verunreinigungen auf (z.B. Blutungen durch innere Verletzungen der Fische während des Fangs), so wurden die Keimzellen der entsprechenden Tiere verworfen.

### 2.2 Befruchtung der Dorscheier

In allen Experimenten erfolgte die Befruchtung bei einem Salzgehalt von 15 psu sowie einer Wassertemperatur von 7 °C.

Zur Befruchtung wurden die Eier in einen mit gekühltem Seewasser gefüllten Behälter (5 l Volumen) überführt und den Eiern fünf Minuten Zeit zum Quellen gegeben. Der Spermiencocktail wurde in einer Verdünnung 1:1000 dazugegeben und vorsichtig mit den Eiern verrührt. Die Kontaktzeit betrug in der Regel eine Stunde. Danach wurden die Eier abgeseibt, in frischem Wasser gewaschen, um möglichst alle Rückstände von Sperma zu entfernen, und anschließend wiederum in frisches Wasser verbracht. Nach 4 bis 8 Stunden wurden die Eier

auf erste Zellteilungen kontrolliert. Anschließend erfolgte die Verteilung auf die einzelnen Versuchsgefäße im Kühllabor von FS „ALKOR“.

Ansätze mit geringer Befruchtungsrate (unter 50%) sowie solche mit vielen unregelmäßigen Zellteilungen wurden nicht für Experimente zur Ei- und Larvenentwicklung genutzt. Auf manchen Seereisen war der Anteil an laichreifen Weibchen allerdings sehr gering (Al 99, Al 129, Al 130). In diesen Fällen wurden auch Ansätze mit geringer Befruchtungsrate genutzt, jedoch nur zum Zwecke der Erbrütung von Larven für Verhaltensbeobachtungen.

### **2.3 Erbrütung bei ausreichenden Sauerstoffbedingungen**

Die Erbrütung erfolgte in Duran-Bechergläsern mit 500 ml Inhalt sowie jeweils bei 5, 7 oder 9 °C Wassertemperatur. Alle Bechergläser waren im Kühllabor auf derselben Regalebene verteilt. Hierdurch sollten Schwankungen in der Umgebungstemperatur für alle Ansätze gleich gehalten werden. Der Salzgehalt betrug 15 psu, um den Eiern ein Schweben im Oberflächenfilm zu ermöglichen. Dies sollte sicherstellen, daß die Eier ihren Sauerstoffbedarf während der ganzen Entwicklung, auch ohne externe Zugabe von O<sub>2</sub>, aus dem Sauerstoff decken konnten, der aus der Luft in den Oberflächenfilm diffundierte.

Die Anzahl der Eier variierte zwischen den Ansätzen (150 bis maximal 500 Stück), in jedem Fall aber war nur eine Eilage pro Gefäß vorhanden, um allen Eiern die gleiche O<sub>2</sub>-Versorgung zukommen zu lassen. Die Tiere verblieben auch während des Larvenschlupfs und der gesamten Dottersackphase in den Bechergläsern.

Täglich wurden tote Eier und Larven vom Boden abgesaugt sowie mindestens 50% des Wassers ausgetauscht. Hierbei handelte es sich um Oberflächenwasser der Ostsee, das über einen 0,2 µm Filter filtriert und mit künstlichem Meersalz bis auf 15 psu aufgesalzen sowie mit Sauerstoff bis zur Sättigung angereichert worden war. Anschließend war es mit einem UV-Sterilisator behandelt worden, um eventuell vorhandene Keime abzutöten.

Die gesamte Inkubation der Eier erfolgte unter Lichteinwirkung. Mit Erscheinen der ersten Larven wurde das Licht für 12 Stunden abgeschaltet. Dadurch sollte erreicht werden, daß alle Larven innerhalb der nächsten Stunden schlüpfen würden und somit alle Tiere in etwa dasselbe Alter hätten (Rosenthal, pers. Mittl.).



Nach Ende der Seereisen wurden die Gefäße innerhalb weniger Minuten in ein Kühllabor im IfM Kiel transportiert, in dem die weitere Entwicklung und die Experimente zum Verhalten der Larven erfolgten.

### 2.4 Erbrütung bei verschiedenen Sauerstoffbedingungen

Um den Einfluß von Sauerstoff auf die Schlupfrate der Dorschlarven und deren Überlebensfähigkeit sowie mögliche Einwirkungen auf das Verhalten der Tiere zu testen, war es notwendig, Eier bei unterschiedlichen O<sub>2</sub>-Konzentrationen zu erbrüten.

Fünf verschiedene Sauerstoffniveaus (20%, 40%, 60%, 80% und 100%) wurden im Experiment benutzt. Da die Löslichkeit von Sauerstoff unter anderem von der Temperatur und dem Salzgehalt abhängig ist, wurden alle Werte auf die maximale Löslichkeit von O<sub>2</sub> bei einer Temperatur von 7° C und einem Salzgehalt von 15 psu bezogen und der entsprechende relative Anteil an gelöstem Sauerstoff für die einzelnen Temperaturen berechnet. Tabelle 1 zeigt die entsprechenden O<sub>2</sub>-Konzentrationen.

Tab. 1: Löslichkeit von Sauerstoff in Meerwasser bei 15 psu und verschiedenen Temperaturen (Werte bei 7° C gesetzt als 100%), nach COLT 1984

O <sub>2</sub> (mg/l)	O <sub>2</sub> (ml/l)	7°C, O <sub>2</sub> (%)	5°C, O <sub>2</sub> (%)	3°C, O <sub>2</sub> (%)
11,0	7,7	100	95,2	90,5
8,8	6,1	80	76,2	72,4
6,6	4,6	60	57,2	54,3
4,4	3,1	40	38,1	36,2
2,2	1,5	20	19,1	18,1

Zur Generierung der Sauerstoffgehalte dienten Glasaquarien mit 60 l Inhalt als Wasserreservoir, die sich alle auf derselben Ebene im Kühllabor befanden. Die Becken waren mit Ausströmern für Sauerstoff und Stickstoff versehen. Eine Pumpe besorgte die Wasservermischung in den Aquarien und schuf gleichzeitig die notwendige Anströmgeschwindigkeit für einen Sauerstoffsensor. Diese Sauerstoffsonde (WTW Oxi 325) maß kontinuierlich die O<sub>2</sub>-Konzentration im Becken und gab den Meßwert an einen Rechner weiter. Im Computer wurde dieser Wert mittels Software mit einem voreingestellten Sollwert verglichen. Bei Veränderungen außerhalb eines Toleranzbereiches ( $\pm 2\%$  vom Sollwert) wurde ein entsprechendes Magnetventil geschaltet und durch Sauerstoff- bzw. Stickstoffzugabe der Sollwert wieder hergestellt. Dabei wurde der Umstand genutzt, daß durch Einblasen von Stickstoff Sauerstoff aus dem System entfernt wird. Der Rechner war in

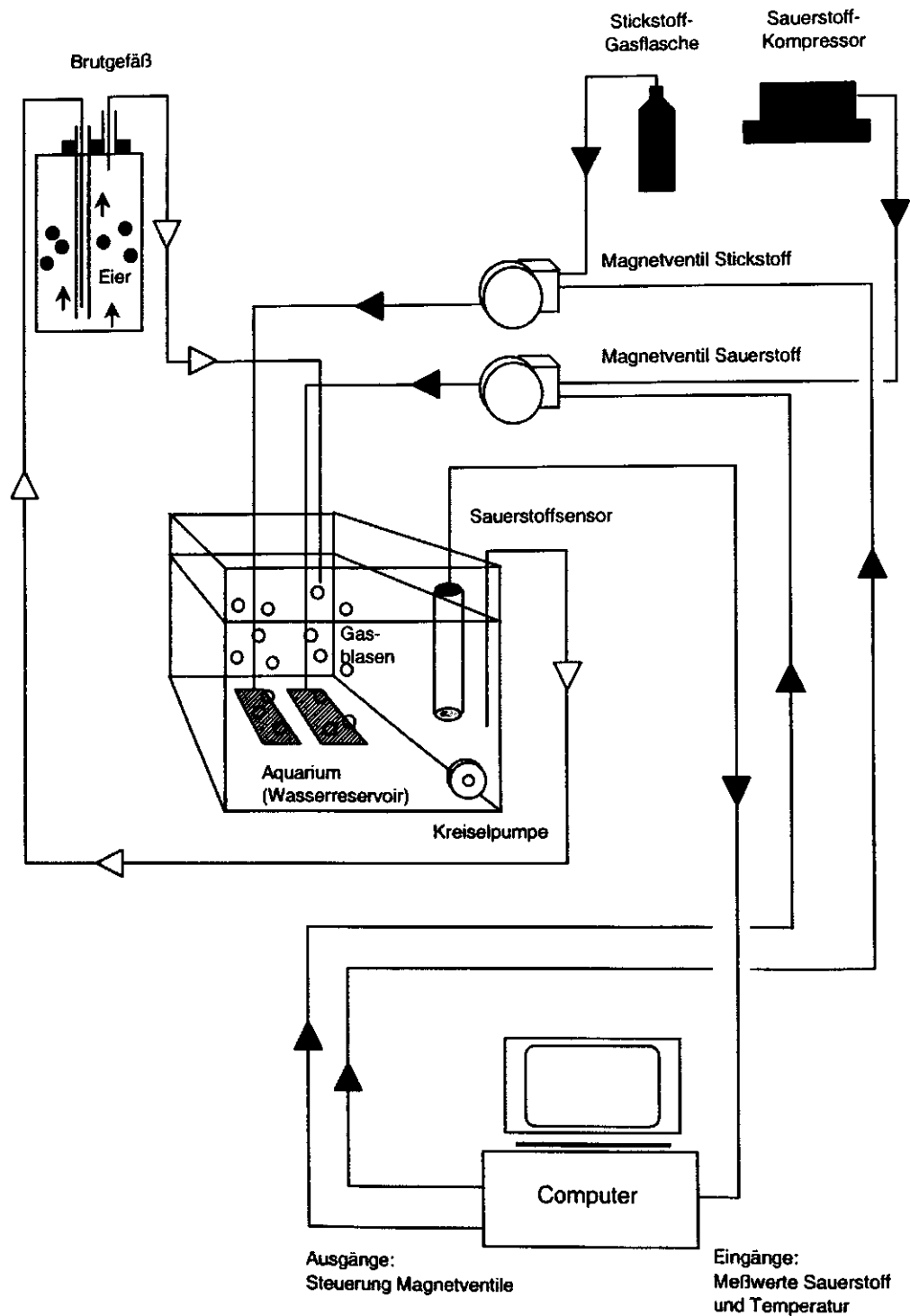
der Lage, bis zu fünf verschiedene Kreisläufe mit unterschiedlichen Sauerstoffkonzentrationen gleichzeitig zu regeln.

Als Behälter für die Dorscheier dienten Duran-Glasflaschen mit je 2,5 l Volumen. Aus den Aquarien wurde das Wasser mittels Kreislumpen durch diese Erbrütungsgefäße geleitet (ca. 500 ml h<sup>-1</sup>). Pro Aquarium waren zwei Flaschen angeschlossen. Die Flaschen waren oben mit einem Stopfen verschlossen, der mit zwei Glasröhren versehen war. Durch ein Rohr wurde das Wasser bis zum Boden der Flaschen geleitet und strömte von hier bis zum Flaschenhals und über eine Ableitung zurück in die Becken. Durch diese Anordnung sollte sichergestellt werden, daß sich in keinem Bereich der Flaschen vom Sollwert abweichende O<sub>2</sub>-Gehalte ausbilden konnten und daß durch die Anströmung von unten allen Eiern tatsächlich die gleiche Sauerstoffkonzentration zur Verfügung stand. Somit sollte das Sauerstoffangebot im Wasser während der gesamten Eientwicklung kontrolliert werden können.

Um die korrekte Arbeitsweise des Systems zu überprüfen, wurde regelmäßig der Sauerstoffgehalt in den Aquarien und am Auslauf der Erbrütungsgefäße kontrolliert.

Da die Dorscheier frei in den Flaschen schweben sollten, wurde der Salzgehalt in den einzelnen Versuchen so eingestellt, daß er gerade etwas unter der Salinität lag, die die Eier zur Gleichgewichtseinstellung benötigten (ca. 12-13 psu). Die daraus resultierende Tendenz der Eier, langsam in den Flaschen abzusinken, wurde durch die Anströmung von unten kompensiert. Der schematische Versuchsaufbau ist in Abb. 2 wiedergegeben. Das Wasser in den Aquarien wurde jeden zweiten Tag zu 50% gegen zuvor gefiltertes und sterilisiertes Wasser ausgetauscht und tote Eier aus den Flaschen abgesaugt. Auf die Zugabe von Antibiotika oder ähnlichem wurde verzichtet.

Nach Abschluß der Seereisen wurden die Flaschen mitsamt den Dorscheiern zur weiteren Entwicklung in ein Kühlabor im IfM Kiel überführt. Hier befand sich ein zweites, identisches System, an das die Flaschen nach Herstellung der erforderlichen Wasser- und Sauerstoffparameter angeschlossen wurden.

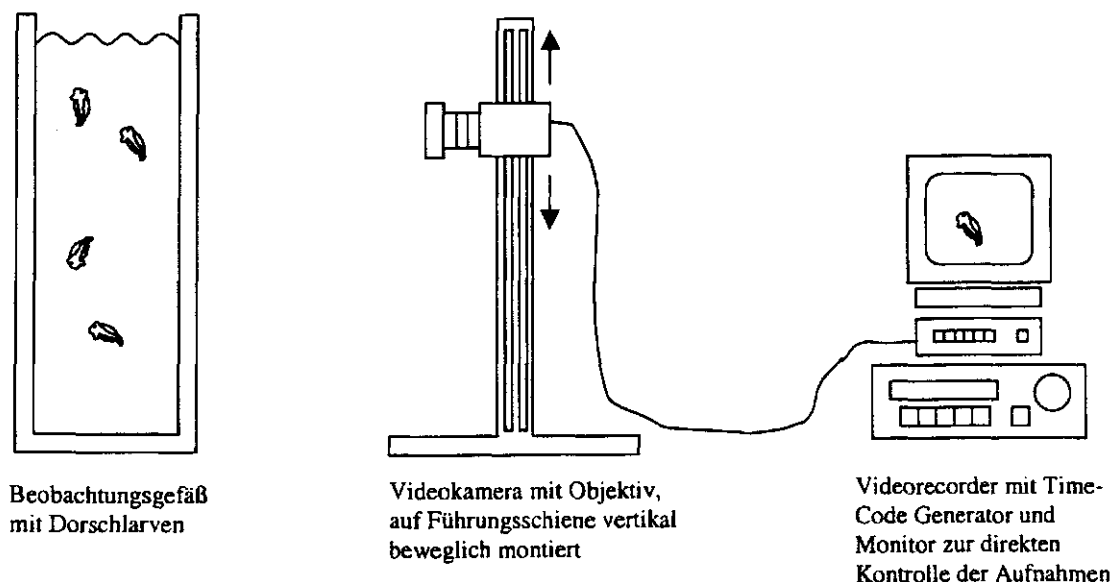


**Abb. 2:** Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Erbrütung von Dorscheiern unter kontrollierten Sauerstoffbedingungen.

## 2.5 Verhaltensbeobachtungen an den Dorschlarven

### 2.5.1 Beschreibung der Versuchsanordnung

Um das Verhalten der Larven zu beobachten wurden die Tiere aus den Hälterungsgefäßen in eine Glassäule umgesetzt (quadratische Grundfläche 20 x 20 cm, Höhe 100 cm, Volumen 40 l), und ihnen vor Beginn der eigentlichen Experimente 30 Minuten Zeit gegeben, sich an die Versuchsbedingungen zu gewöhnen. Vor der Säule befand sich in etwa einem Meter Abstand eine Führungsschiene mit einer rechtwinklig aufgesetzten Videokamera samt Objektiv (Canon TV Zoom Lens, 12,5 – 75 mm Brennweite). Die Kamera war auf einen Rollschlitten montiert, der kugelgelagert auf der Führungsschiene bewegt werden konnte. Durch diese Anordnung konnte die Kamera per Hand in der Senkrechten bewegt werden und so vertikalen Bewegungen der Larven folgen, ohne daß der Abstand zum Objekt verändert wurde. Auf der Säule befanden sich Markierungen, anhand derer die von den Larven zurückgelegten Strecken später auf einem Monitor ausgemessen werden konnten. Die Kamera war mit einem Videorecorder und einem Counter verbunden, der jedes Bild mit einem Zeitcode versah. Abbildung 3 verdeutlicht die Versuchsanordnung.



**Abb. 3:** Versuchsanordnung während der Verhaltensbeobachtungen an Dorschlarven

Weitere Beobachtungen wurden in vergleichbarer Weise in Standzylindern von 40 cm Höhe, 8 cm Durchmesser und 2 l Volumen durchgeführt.

Alle Experimente zum Verhalten der Dorschlarven erfolgten in filtriertem, turbulenzfreiem Seewasser. Während der Dottersackphase wurden täglich Beobachtungen unternommen und

die aufgezeichneten Bilder hinsichtlich des allgemeinen Verhaltens der Tiere, der Vertikalaktivität sowie der Schwimmwinkel und -geschwindigkeiten ausgewertet. Dazu wurden die Winkel und Strecken direkt auf dem Monitor ausgemessen und zu den bekannten Entfernungen der Markierungen in Beziehung gesetzt. Schwimm- und Sinkgeschwindigkeiten wurden anhand der Zeitcodierung ermittelt.

Den Larven stand der ganze Raum in der Säule zur Verfügung, Sie konnten sich somit dreidimensional im Wasser bewegen. Da es nicht möglich war, ein dreidimensionales Videobild aufzunehmen und zu verarbeiten, wurden nur Aufnahmen von Tieren verwendet, die während der relevanten Zeit nicht aus dem Bereich der Tiefenschärfe des Objektivs herausschwammen. Hierdurch sollte sichergestellt sein, daß kein Tiefeneffekt in die Messungen hineingeraten konnte und tatsächlich nur die in der Vertikalen zurückgelegte Strecke betrachtet wurde.

Während der Beobachtungen wurde eine Neonröhre zur Beleuchtung des Beobachtungsgefäßes benutzt. Sie erzeugte an der Wasseroberfläche eine Bestrahlungsstärke von etwa 200 Lux ( $1,42 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), was den Gegebenheiten im Bornholmbecken in 20 bis 30 m Tiefe entspricht (Juli 1994, siehe Anhang).

### 2.5.2 Definition der untersuchten Parameter

**Vertikalaktivität:** Larven wurden dann als vertikal aktiv betrachtet, wenn sie ihren Aufenthaltsort durch Schwimmbewegungen änderten, die eine nach oben oder unten versetzte Positionierung des Tieres zur Folge hatten. Ortsveränderungen innerhalb der Waagerechten (Winkel kleiner als  $\pm 10^\circ$ ) wurden nicht berücksichtigt.

**Passivität:** Tiere wurden als passiv bewertet, wenn sie keine Schwimmbewegungen unternahmen.

**Schwimmwinkel:** Als Schwimmwinkel wurde der Winkel gemessen, den eine Larve mit der Körperachse Kopf-Schwanz zur Waagerechten bildete.

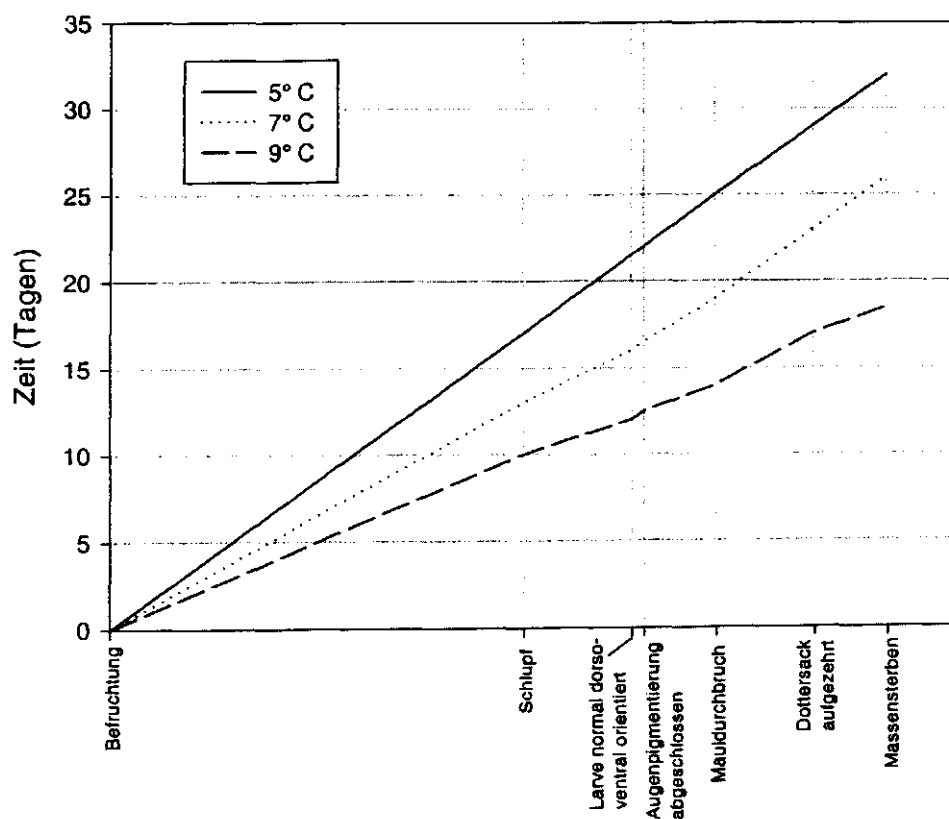
**Schwimmgeschwindigkeit:** Die Geschwindigkeit, mit der ein aktiver Fisch eine bestimmte Strecke zurücklegte.

**Sinkgeschwindigkeit:** Die Geschwindigkeit, mit der eine passive Larve in der Wassersäule absackte.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Verlauf der Dottersackphase

Die Erbrütung der Dorschlarven aus den auf See gefangenen Elterntieren erwies sich bei ausreichendem Sauerstoffangebot als unproblematisch. Die Larven schlüpften am Ende des Eistadiums IV, das Stadium V wurde nicht erreicht. Bei einer Wassertemperatur von 5° C erfolgte der Schlupf nach ungefähr 17 Tagen. In 7° C dauerte die Eientwicklung 13 Tage und bei 9° C nur noch 10 Tage (die ersten 36 Stunden der Entwicklung erfolgten im letztgenannten Fall bei 7°C). Ebenso wie die Eiphasse verlief auch die Dottersackphase stark temperaturabhängig. In Tabelle 2 ist die zeitliche Abfolge einiger morphologischer Änderungen im Verlauf der Entwicklung wiedergegeben, den graphischen Überblick bringt Abbildung 4.



**Abb. 4:** Zeitlicher Verlauf der Ei- und Larvenentwicklung für einige ausgewählte Merkmale. Die X-Achse wurde entsprechend dem Verlauf bei 5° C skaliert.

**Tab. 2:** Temperaturabhängigkeit ausgewählter Entwicklungsmerkmale

Merkmal	Temperatur 5° C	Temperatur 7° C	Temperatur 9° C
Dauer bis Schlupf	17 Tage	13 Tage	10 Tage
Schlupf	Tag 0	Tag 0	Tag 0
Larve normal dorso-ventral orientiert	Tag 3 – 4	Tag 3	Tag 2
Augenpigmentierung abgeschlossen	Tag 4	Tag 3 – 4	Tag 2 – 3
Mauldurchbruch	Tag 7	Tag 6	Tag 4
Dottersack leer	Tag 11	Tag 10	Tag 7
Massensterben durch Verhungern	Tag 13 – 15	Tag 12 - 14	Tag 8 – 9

## 3.2 Beschreibung des Verhaltens der Larven

### 3.2.1 Larvenschlupf

Während der gesamten Eientwicklung schweben die Eier in den benutzten Bechergläsern aufgrund ihres geringen spezifischen Eigengewichtes bei 15 psu an der Wasseroberfläche. Schon vor dem Schlupf zeigen die späteren Larven rotierende Eigenbewegungen im Ei. Diese Aktivitäten sind allerdings selten zu beobachten gewesen, gehören aber sicherlich zum normalen Verhaltensrepertoire der Tiere.

Der eigentliche Schlupfvorgang ist relativ unspektakulär und kann sich über einen längeren Zeitraum hinziehen. Die Larve befreit sich aus der Eischale, indem sie in der Regel zuerst mit ihrem Kopf das Chorion durchstößt, den Riß in der durch enzymatische Einwirkung bereits angegriffenen Eihülle vergrößert und den Rest des Körpers einschließlich Dottersack nachzieht. Anschließend strecken die Larven ihren Körper vollständig, indem sie zuerst die Schwanzspitze und später dann den Rest des Körpers vom Dotter abheben. Der ganze Vorgang kann durchaus einige Stunden in Anspruch nehmen.

Beim Verlassen der Eihülle erwies sich der Dottersack als neuralgischer Punkt. In manchen Fällen konnte die Larve den Dotter nicht aus der Hülle befreien. Diese Tiere sind dann in den nächsten Tagen zugrunde gegangen.

Die geschlüpften Larven waren ebenso wie die Eier im Umgebungswasser bei 15 psu schwebefähig. Sie hingen mit den Dottersäcken nach oben in den oberen Schichten der

Brutgefäße und zeigten nur geringe Aktivität. Zum Schlupfzeitpunkt waren die Tiere noch nicht vollständig entwickelt, die Augen waren wenig pigmentiert, der Flossensaum klein und die Brustflossen nur als Anlagen vorhanden.

### 3.2.2 Bewegungsformen und Aktivität der Larven

Während der Experimente zum Verhalten der Larven des Ostseedorsches zeigten die Tiere im wesentlichen drei verschiedene Verhaltensweisen mit wechselnden Häufigkeiten und Zeitanteilen.

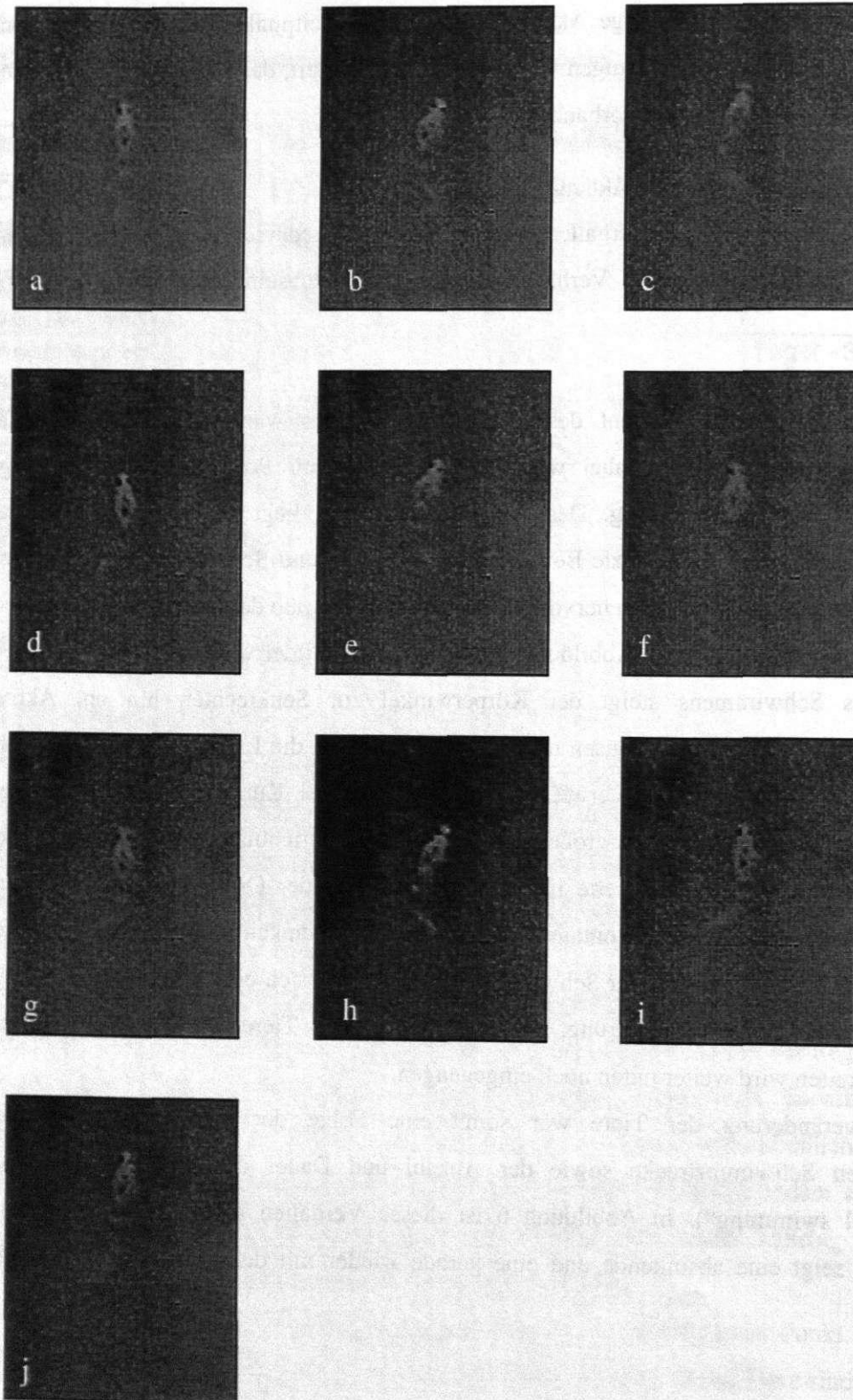
Am stärksten vertretenes Element des Verhaltensrepertoires war erwartungsgemäß das normale, aktive Schwimmen. Dabei wechselt die Larve ihre Position durch S-förmige Veränderungen der Körperhaltung. Der Fixpunkt der Larve liegt am hinteren Rand des Dottersacks. Durch entgegengesetzte Bewegungen der Kopf- und Schwanzregion um diesen Fixpunkt werden die Krümmungen hervorgerufen, die den Vortrieb des Tieres ermöglichen.

Dieser Bewegungsablauf wird in Abbildung 5 anhand einiger Bilder verdeutlicht.

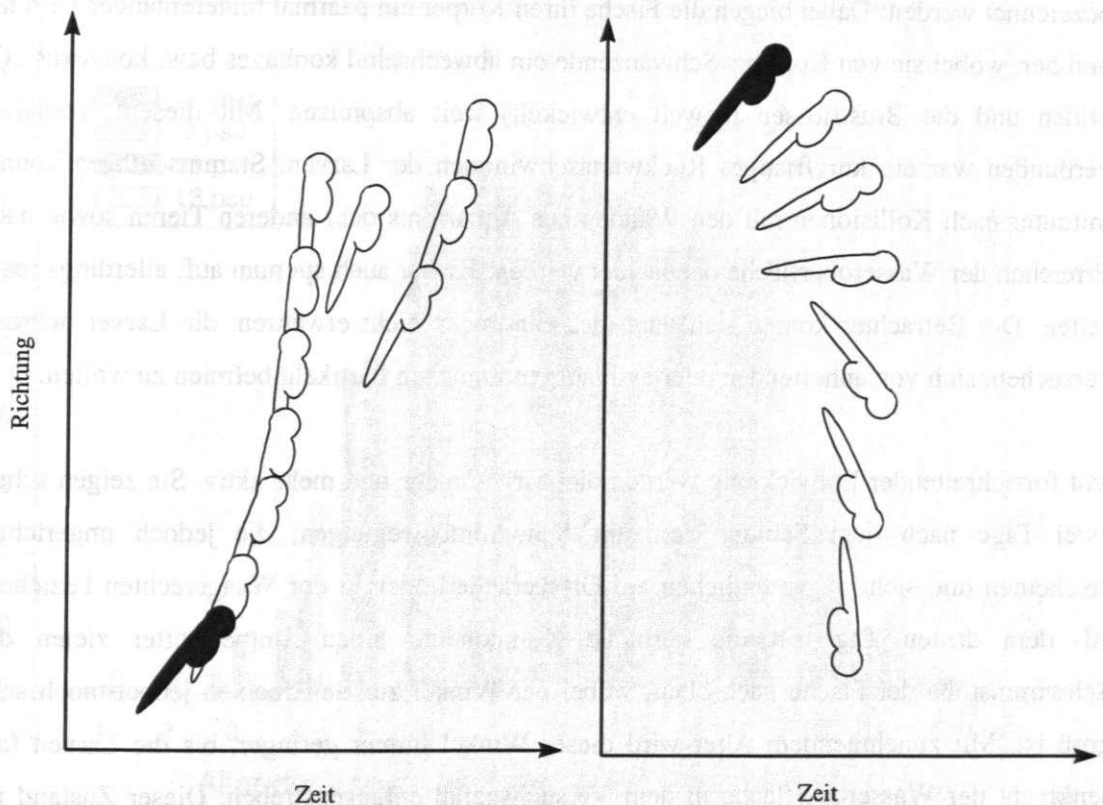
Während des Schwimmens steigt der Körperwinkel zur Senkrechten hin an. Aktive Schwimmphasen werden durch Pausen unterbrochen, in denen die Larve sich passiv verhält. Die Dauer dieser Unterbrechungen erwies sich als stark variabel. Kurze Pausen zwischen den Schwimmaktivitäten hatten keinen großen Einfluß auf die Ausrichtung und Orientierung der Larven. Längere Passivität resultierte in einer Veränderung der Orientierung. Die Larven kippten gleichsam durch die Horizontale in die Vertikale und sanken mit dem Kopf voran in den Becken ab. Erst bei neuerlicher Schwimmaktivität richtete sich die Larve wieder auf und wechselte wiederum die Orientierung. Auf die Winkel der Tiere sowie die Schwimgeschwindigkeiten wird weiter unten noch eingegangen.

Aktive Ortsveränderung der Tiere war somit eine Folge der Kombination aus der zurückgelegten Schwimmstrecke sowie der Anzahl und Dauer der eingelegten Pausen („pause-travel swimming“). In Abbildung 6 ist dieses Verhalten schematisch dargestellt. Abbildung 7 zeigt eine absinkende und eine gerade wieder mit dem Aufstieg beginnende Larve.





**Abb. 5:** Bewegungsablauf einer schwimmenden Larve (Abfolge a -j, gescannte Bilder aus den Videoaufnahmen, zwischen den Einzelbildern liegen zwei bis vier Zehntelsekunden)



**Abb. 6:** Schema des Bewegungsmusters einer aktiven und passiven Larve



**Abb. 7:** Absinkende (rechts) und eben wieder aufsteigende Larve (links)

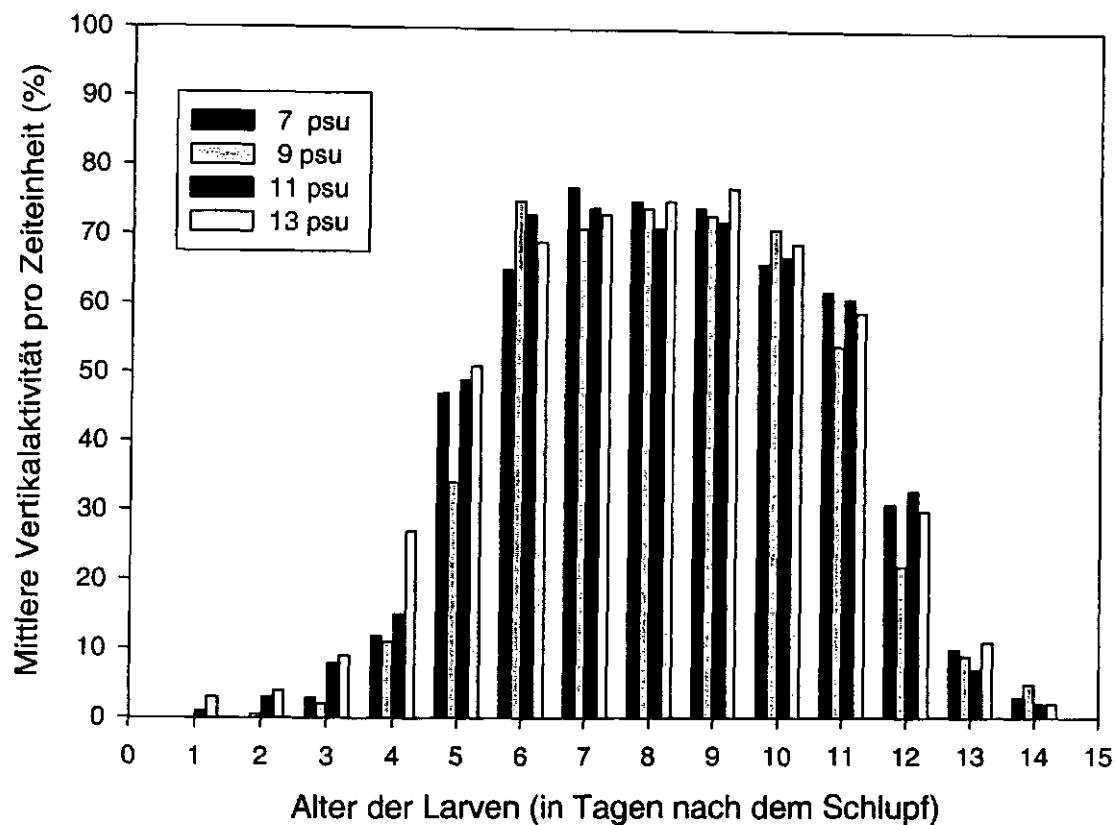
Als zweites Element der Verhaltensweisen sei die Fluchtreaktion genannt, mit der die Larven Störungen unterschiedlicher Art beantworten konnten. Dabei werden große Distanzen (in der Größenordnung mehrerer Dezimeter) in kurzer Zeit zurückgelegt. Derartige Fluchten waren in alle Richtungen möglich, zumindest wurde keine Vorzugsrichtung festgestellt. Während der Experimente konnte nur eine sehr geringe Anzahl dieser Reaktionen verfolgt werden.

Das dritte Verhaltensmuster, das beobachtet werden konnte, soll hier als „Stammschlagen“ bezeichnet werden: Dabei biegen die Fische ihren Körper ein paarmal hintereinander wild hin und her, wobei sie von Kopf bis Schwanzende ein abwechselnd konkaves bzw. konvexes „C“ bilden und die Brustflossen (soweit entwickelt) weit abspreizen. Mit diesem Verhalten verbunden war ein kurzfristiges Rückwärtsschwimmen der Larven. Stammschlagen konnte mitunter nach Kollisionen mit den Wänden des Aquariums oder anderen Tieren sowie nach Erreichen der Wasseroberfläche beobachtet werden. Es trat auch spontan auf, allerdings recht selten. Der Betrachter konnte sich dann des Eindrucks nicht erwehren, die Larven würden versuchen, sich von anheftenden oder evtl. aufgenommenen Partikeln befreien zu wollen.

Mit fortschreitender Entwicklung werden die Larven mehr und mehr aktiv. Sie zeigen schon zwei Tage nach dem Schlupf vermehrt Schwimmbewegungen, die jedoch ungerichtet erscheinen und sich im wesentlichen auf Ortsveränderungen in der Waagerechten beziehen. Ab dem dritten Tag tritt die vertikale Komponente hinzu. Immer öfter zielen die Schwimmstöße der Fische nach oben, wobei der Winkel zur Senkrechten jedoch noch sehr groß ist. Mit zunehmendem Alter wird dieser Winkel immer geringer, bis die Larven fast senkrecht der Wasseroberfläche in dem Versuchsgesäß entgegenstreben. Dieser Zustand ist ungefähr um den sechsten Tag herum erreicht. Von nun an verändert sich der Schwimmwinkel während der restlichen Dottersackphase nicht mehr wesentlich. Die Aktivität der Larven läßt jedoch ab etwa dem zehnten Tag nach Schlupf deutlich nach. Diesen Sachverhalt verdeutlicht Abbildung 8. Die entsprechenden Meßwerte enthält Tabelle 3. Diese Angaben beziehen sich allein auf die Vertikalaktivität der Tiere.

**Tab. 3:** Vertikalaktivität der Larven (%) in Abhängigkeit vom Alter der Tiere

Alter (Tagen)	7 psu	9 psu	11 psu	13 psu
3	3	2	8	9
4	12	11	15	27
5	47	34	49	51
6	65	75	73	69
7	77	71	74	73
8	75	74	71	75
9	74	73	72	77
10	66	71	67	69
11	62	54	61	59
12	31	22	33	30
13	10	9	7	11
14	3	5	2	2

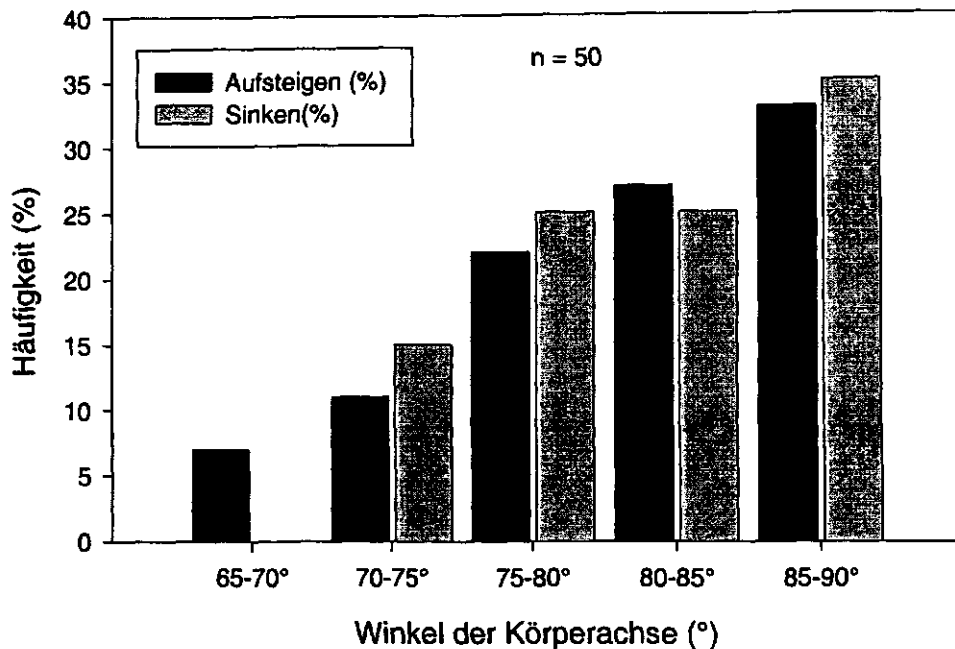


**Abb. 8:** Vertikalaktivität der Larven bei vier verschiedenen Salzgehalten und zunehmendem Alter

Der Larvenanteil mit Vertikalaktivität ist in den ersten Tagen der Dottersackphase noch sehr gering. Bei reduzierten Salzgehalten ( $\leq 13$  psu) sinken die Larven auf den Boden des Beobachtungsgefäßes und „kratzen“ über denselben, so sie überhaupt aktiv sind. Etwa um Tag drei herum beginnt eine senkrechte Richtungskomponente deutlich hervorzutreten, und zwar um so früher, je höher der Salzgehalt des Wassers ist. Ab dem vierten Tag zielen bereits mehr als 10% aller Schwimmstöße in allen untersuchten Salzgehalten in die Vertikale. Dieser Anteil steigert sich rasch und um Tag sechs herum wird ein Maximum von annähernd 70% erreicht, wobei andere, nicht senkrecht ausgerichtete, Schwimmstöße zu dieser Zeit fast völlig unterbleiben. Dieses Niveau wird auch in den nächsten Tagen gehalten. Erst nach dem zehnten Tag geht die vertikal gerichtete Aktivität der Fische deutlich und schnell zurück. Dabei spielen Unterschiede im Salzgehalt wie zu Beginn der Dottersackphase keine Rolle.

### 3.2.3 Schwimmwinkel der Larven

In Abbildung 9 sind die Schwimmwinkel auf- und absteigender Larven exemplarisch für sechs Tage alte Larven dargestellt. Gezeigt ist die Häufigkeit des entsprechenden Winkels bei 50 Einzelmessungen.

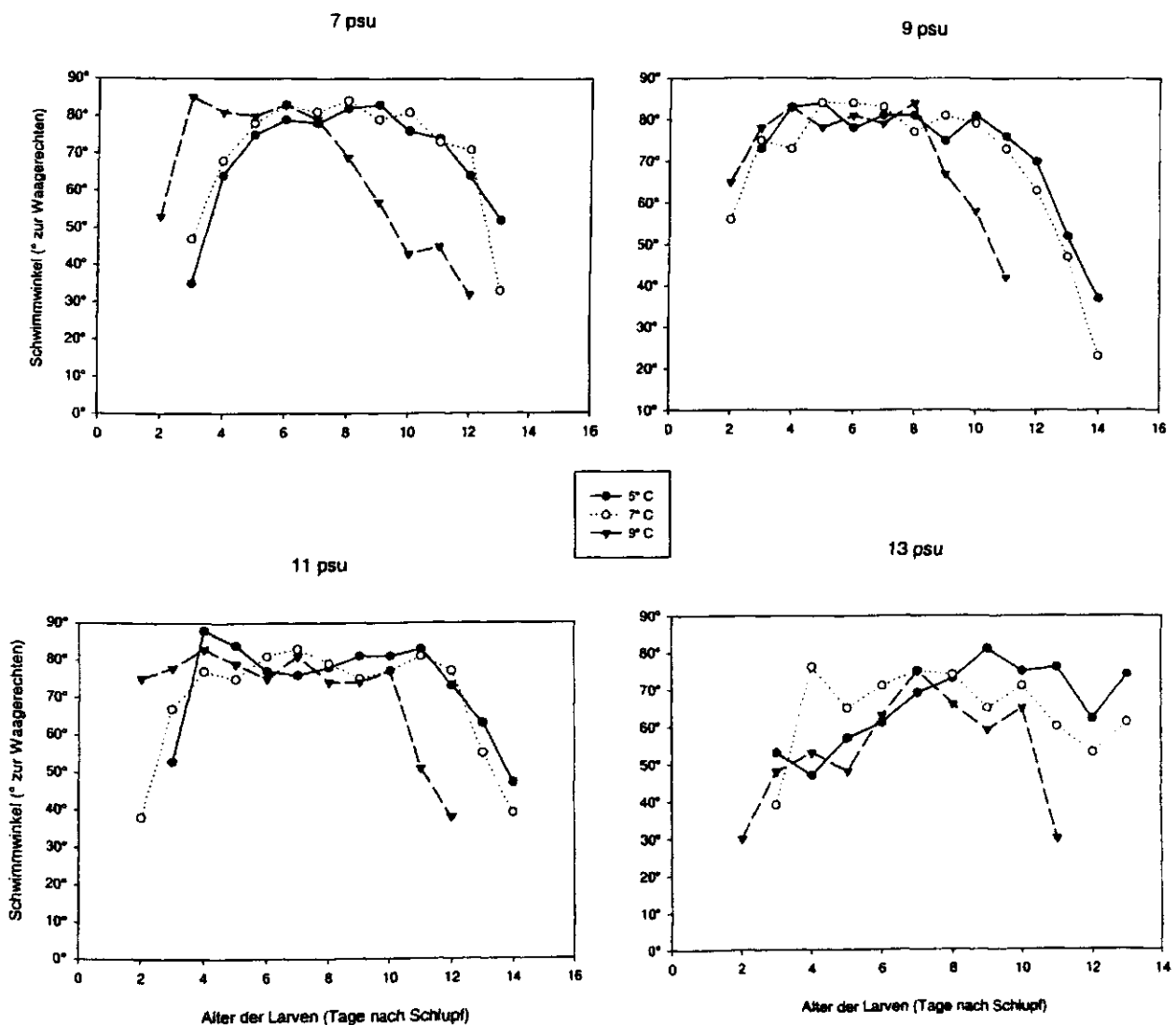


**Abb. 9:** Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel sechs Tage alter Larven in einem Salzgehalt von 11 psu und einer Wassertemperatur von 7° C. (0°: Körperachse horizontal ausgerichtet; 90°: Körperachse senkrecht)

Es wird deutlich, daß ein Großteil der Larven (>60%) einen Winkel von 80° oder mehr in Bezug zur Waagerechten aufweist, und zwar sowohl beim aktiven Aufsteigen in der Wassersäule wie auch beim passiven Absinken in derselben. Auch der verbleibende Rest zeigt Körperstellungen, die deutlich von der Waagerechten abweichen.

Ebenso wie die Vertikalaktivität der Larven mit fortschreitendem Alter zunahm, war auch der Schwimmwinkel vom Entwicklungsstand (und damit von der Temperatur) abhängig (Abb. 10). In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen sind die Larven nicht in der Lage, in einem Salzgehalt von 7 psu aktiv aufzusteigen, sondern sinken auf den Boden der Gefäße. Diese Situation ändert sich erst am zweiten (9° C) bzw. dritten Tag (5° und 7° C) der Dottersackphase. Mit einem Winkel von etwa 45° zur Waagerechten steigen die Larven aktiv im Wasser auf. Allerdings können sie sich auch jetzt noch nicht in den oberen Schichten halten und sinken immer wieder nach unten.

Die Orientierung der Körperachse schreitet in den nächsten Tagen rasch in Richtung Parallelität zur Senkrechten voran und nimmt Maximalwerte um 80° Steigung an. Nach vier bis fünf Tagen ist es den Larven möglich, längere Zeiten im oberen Drittel der Beobachtungskammer zu verweilen. Je höher der Salzgehalt, desto eher richten sich die Fische während des Schwimmens relativ parallel zur Senkrechten aus. Das gleiche gilt für die Temperatur. Erst gegen Ende der Dottersackphase, kurz vor dem Verhungern der Larven, nimmt der Anstellwinkel während des aktiven Aufsteigens wieder ab. Bei höheren Temperaturen setzt diese Phase früher ein als bei geringeren. Die Neigung der Fische beim Absinken bleibt demgegenüber gleich.



**Abb. 10:** Schwimmwinkel unterschiedlich alter Larven während des Aufsteigens in der Wassersäule bei einem Salzgehalt von 7, 9, 11 und 13 psu. Für jeden Salzgehalt ist der Verlauf bei drei Temperaturen angegeben. Jeder Datenpunkt repräsentiert den Mittelwert aus 10 Einzelmessungen pro Tag. (0°: Körperachse parallel zur Waagerechten; 90°: Körperachse senkrecht)

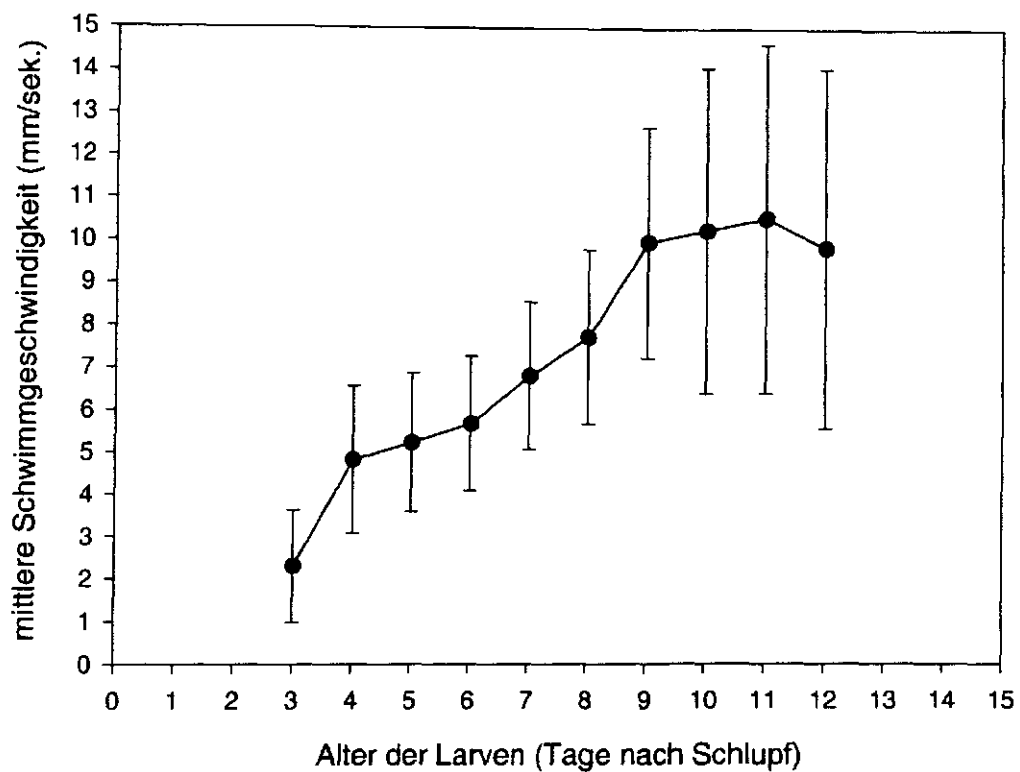
Der geschilderte Ablauf ist für die Bereiche von 7 bis 11 psu charakteristisch, wobei sich Beginn und Ende der Phase mit der größten Steigung zwischen den Salinitäten unterscheiden. Der Verlauf bei einer Salinität von 13 psu weicht von diesem Schema ab: Die Steigung des Kurvenverlaufs ist geringer, die Tiere erreichen die Maxima erst mit höherem Alter und die Mittelwerte bleiben generell kleiner, nur bei 7° C wird kurzzeitig am vierten Tag ein Maximalwert von 80° erreicht. Bei den anderen Temperaturen liegen die Winkel bis Tag fünf um 50°, anschließend um 70° Körpermitte. Dafür wird dieses Niveau, mit Ausnahme der 9° C Stufe, eine längere Zeit gehalten als in den anderen Salzgehalten und ein vergleichbar starker Rückgang des Winkels ist bei 5° und 7° C nicht erkennbar.

Die Winkel absinkender Larven sind hier nicht graphisch dargestellt. Generell sinken sie mit dem Kopf voran in den Gefäßen ab und nehmen dabei Winkel um 90° zur Waagerechten ein. Nur sehr junge Tiere (bis zu einem Alter von drei Tagen) weichen hiervon ab. Sie sind nicht in der Lage, sich in den untersuchten Salzgehalten zu positionieren (s.o.) und sinken daher ab. Da sie noch nicht dorso-ventral ausgerichtet sind, hängen sie gewissermaßen unter ihren Dottersäcken und benutzen diesen als eine Art Ballon. Daher sind die Larven nicht so sehr an der Senkrechten ausgerichtet wie ältere Tiere, sie sinken allerdings als Ganzes senkrecht nach unten.

#### 3.2.4 Schwimm- und Sinkgeschwindigkeiten

Die Schwimmgeschwindigkeiten während des aktiven Aufsteigens in der Wassersäule sind in Abbildung 11 wiedergegeben. Auch hier ist ein Bezug zum Alter der Larven erkennbar. In den ersten zwei Tagen ist die vertikale Schwimmgeschwindigkeit praktisch null, die Larven nehmen nur geringe Ortsveränderungen vor, für die geringe Schläge mit dem Körper ausreichend sind. Die Geschwindigkeit erhöht sich dann mit fortschreitendem Alter und erreicht ab dem neunten Tag nach Schlupf Maximalwerte um 10 mm/s. Dieser Wert wird auch in den nächsten Tagen gehalten, bis gegen Ende der Dottersackphase die Geschwindigkeiten wieder abnehmen. Die letzten Tage sind graphisch nicht dargestellt, da nur wenige Meßwerte überhaupt zur Verfügung standen.

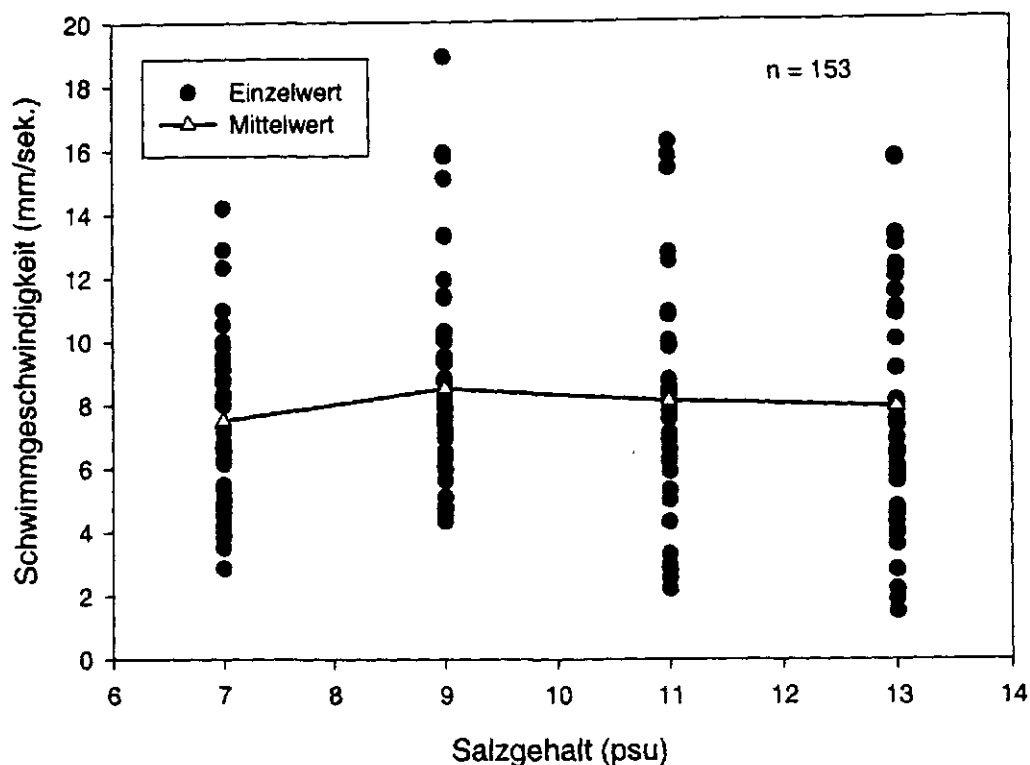
Das Alter der Larven hat zumindest zwischen Tag vier und zehn der Entwicklung einen signifikanten Einfluß auf die Schwimmgeschwindigkeit (Kruskal-Wallis-Test für Tag 4 bis 10;  $p < 0,01$ ). Auffallend ist die Zunahme des Standardfehlers mit dem Alter der Tiere.



**Abb. 11:** Mittlere Schwimmgeschwindigkeit der Larven in Relation zum Alter der Tiere. Angegeben ist der Mittelwert aus 25 Messungen ( $\pm 1$  SE). Bei drei Tage alten Tieren sind nur 10 Messungen berücksichtigt. Tiere älter als 12 Tage sind nicht angegeben.

Den Einfluß unterschiedlicher Salzgehalte auf die Schwimmgeschwindigkeit der Tiere bringt Abbildung 12.

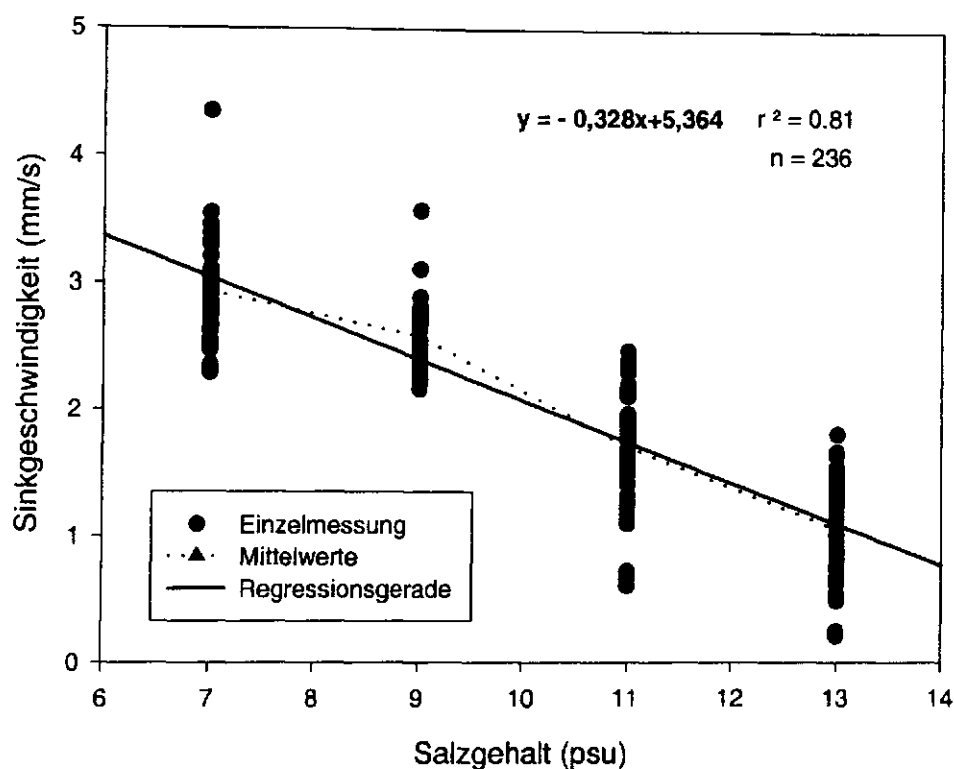




**Abb. 12:** Vertikale Schwimmgeschwindigkeit von Dottersacklarven in vier verschiedenen Salzgehalten

In allen untersuchten Salzgehalten bewegt sich der Mittelwert um 8 mm/s. Dabei ist die Streuung der Einzelwerte sehr hoch, sie nehmen Werte von 2 bis etwa 18 mm/s ein. Ein signifikanter Einfluß des Salzgehaltes auf die Schwimmgeschwindigkeiten der Larven ist nicht vorhanden (Anova;  $\alpha = 0,05$ ;  $p = 0,58$ ).

Die Geschwindigkeit, mit der Dorschlarven abhängig vom Salzgehalt in der Wassersäule absinken, ist in Abbildung 13 dargestellt. Bei einem Salzgehalt von 7 psu bewegen sich die Geschwindigkeiten zwischen 2,3 und 4,3 mm/s. Der Mittelwert beträgt  $2,93 (\pm 0,25)$  mm/s. Mit steigendem Salzgehalt nimmt die Sinkgeschwindigkeit ab und beträgt bei 13 psu im Mittel nur noch  $1,1 (\pm 0,25)$  mm/s. Zwischen dem Salzgehalt und der Sinkgeschwindigkeit besteht ein linearer Zusammenhang, der mit der angegebenen Regressionsgleichung beschrieben werden kann. Die X-Achse wird von der Regressionsgeraden bei 16,4 geschnitten. Dies bedeutet, daß die Larven bei einem Salzgehalt von 16,4 psu schwebefähig sind und nicht weiter absinken.



**Abb. 13:** Sinkgeschwindigkeit von Dorschlarven bei unterschiedlichem Salzgehalt (ohne Berücksichtigung des Alters der Tiere).

Auch das Alter der Tiere hat einen Einfluß auf die Sinkgeschwindigkeit, wie Abbildung 14 zeigt. Während frisch geschlüpfte Larven in 13 psu nur sehr langsam sinken, erreichen sie in 7 psu schon ganz zu Beginn eine Geschwindigkeit von über 2 mm/s. Der Wert steigert sich im Verlauf der Dottersackphase auf annähernd 3 mm/s (7 psu) bzw. 1,5 mm/s (13 psu). Die relative große Streuung der Einzelwerte in Abbildung 13 (ohne Berücksichtigung des Alters) mag somit durch den enthaltenen Einfluß des Alters auf die Sinkgeschwindigkeit erklärt werden. Es sei darauf hingewiesen, daß im Mittel die gemessenen Sinkgeschwindigkeiten bei allen Salinitäten die entsprechenden Schwimmgeschwindigkeiten der Larven nicht übersteigen.

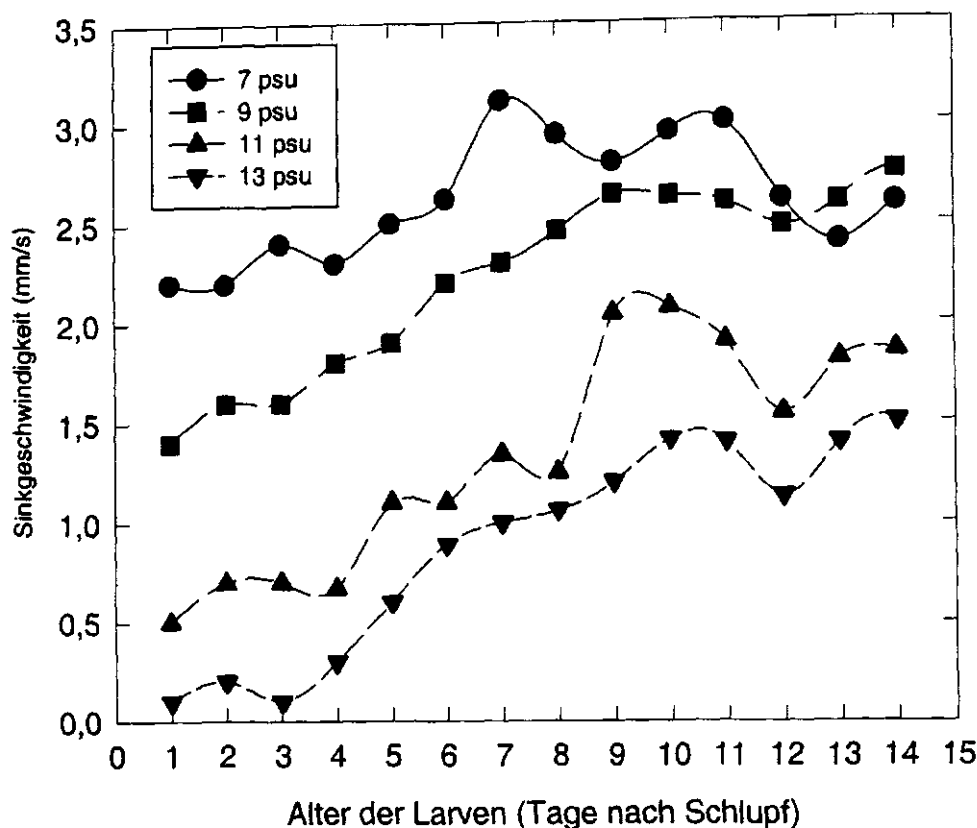


Abb. 14: Mittelwerte der Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Alter der Larven und der Salinität (Wassertemperatur 5° C)

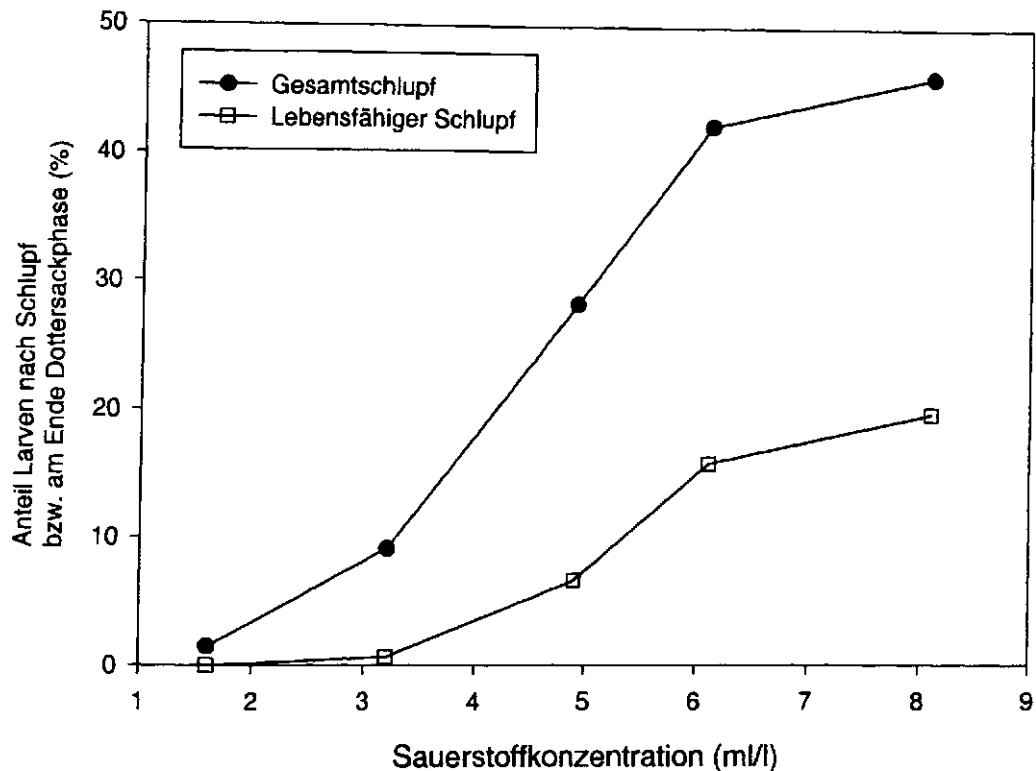
### 3.3 Einfluß des Sauerstoffs

#### 3.3.1 Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf die lebensfähige Brut

Die Konzentration des gelösten Sauerstoffs wirkt sich schon während der Inkubation auf die Sterblichkeitsraten der Eier aus. Je geringer der Sauerstoffgehalt im Erbrütungswasser ist, desto geringer ist auch der Schlupferfolg und der Anteil der Tiere, welche die Dottersackphase bis zum Ende durchleben (Abb. 15).

Bei einer Sauerstoffkonzentration von  $1,6 \text{ ml l}^{-1}$  (~20%) findet nur ein äußerst geringer Larvenschlupf statt. Diese Tiere sterben in den ersten Tagen nach Schlupf, so daß bei einer Sättigung von nur 20%  $\text{O}_2$  im Erbrütungswasser keine Larve bis zum Aufzehren des Dottersacks überlebt. Auch bei einer Konzentration von  $3,1 \text{ ml O}_2\text{l}^{-1}$  (entsprechend 40%) erreichen nur knapp 10% der Dorscheier den Schlupfzeitpunkt. Von den erschienenen Larven wiederum sterben fast 90% im Verlauf der Dottersackphase ab. Allerdings ist der Larvenschlupf auch in der höchsten Sauerstoffkonzentration eingeschränkt, es schlüpfen nur

aus etwa 50% der inkubierten Eier Larven, von denen etwa 45% bis zum Aufzehren des Dottersacks überleben.



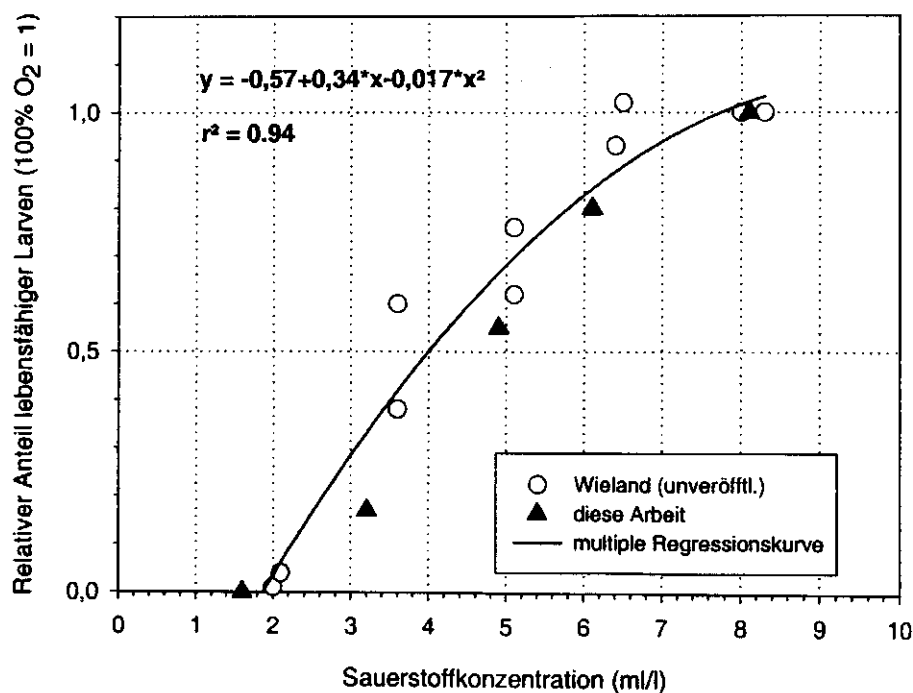
**Abb. 15:** Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf den Gesamtschlupf und den lebensfähigen Schlupf (am Ende der Dottersackphase)

Die Larvensterblichkeit während der Dottersackphase ist bei den verschiedenen Sauerstoffstufen erheblich. Da die Anzahl der Meßwerte für eine genauere Einschätzung des Einflusses der  $O_2$ -Konzentration auf den Anteil der lebensfähigen Brut nicht ausreichte, wurden die Daten kombiniert mit einem unveröffentlichten Datensatz. Wieland et al. (1994) und Wieland (1995) haben Ergebnisse über den Einfluß von Sauerstoff auf die Eisterblichkeit des Ostseedorschies veröffentlicht. Aus diesen Experimenten waren Daten über das Aufkommen von lebensfähiger Brut verfügbar, die freundlicherweise zur Verfügung gestellt wurden. Da die in beiden Versuchsreihen verwandten Systeme nicht identisch waren und um gleichzeitig einen Einfluß der benutzten Einheit aus den Ergebnissen herauszuhalten, wurden die entsprechenden Werte nicht direkt miteinander verglichen, sondern der Anteil an lebensfähiger Brut bei 100%-Sättigung gleich eins gesetzt und die Zahlen der anderen Konzentrationen relativ zu diesem Index berechnet.

### 3. Ergebnisse

Dabei wird angenommen, daß alle Tiere, die bei 100% Sättigung erbrütet wurden und bis zum Ende der Dottersackphase überleben, nicht dem Einfluß von Sauerstoff unterliegen. Auftretende Sterblichkeit (Eier und Larven) während der Entwicklung wird auf andere Ursachen zurückgeführt. Die Sterblichkeiten der Gruppen mit verringertem Sauerstoffangebot unterliegen denselben Ursachen plus des Einflusses von  $O_2$ . Sie werden relativ zum 100%-Wert berechnet. Ist das Aufkommen an lebensfähiger Brut gleich dem Anteil bei Sättigung, so gibt es keinen Einfluß von Sauerstoff auf das Ergebnis. Abweichungen in den Sterblichkeiten können auf die verschiedenen Sauerstoffwerte zurückgeführt werden.

Das Ergebnis findet sich dargestellt in Abbildung 16. Darin sind die Daten von Wieland et al. durch Kreise, die der eigenen Versuche durch Dreiecke gekennzeichnet.

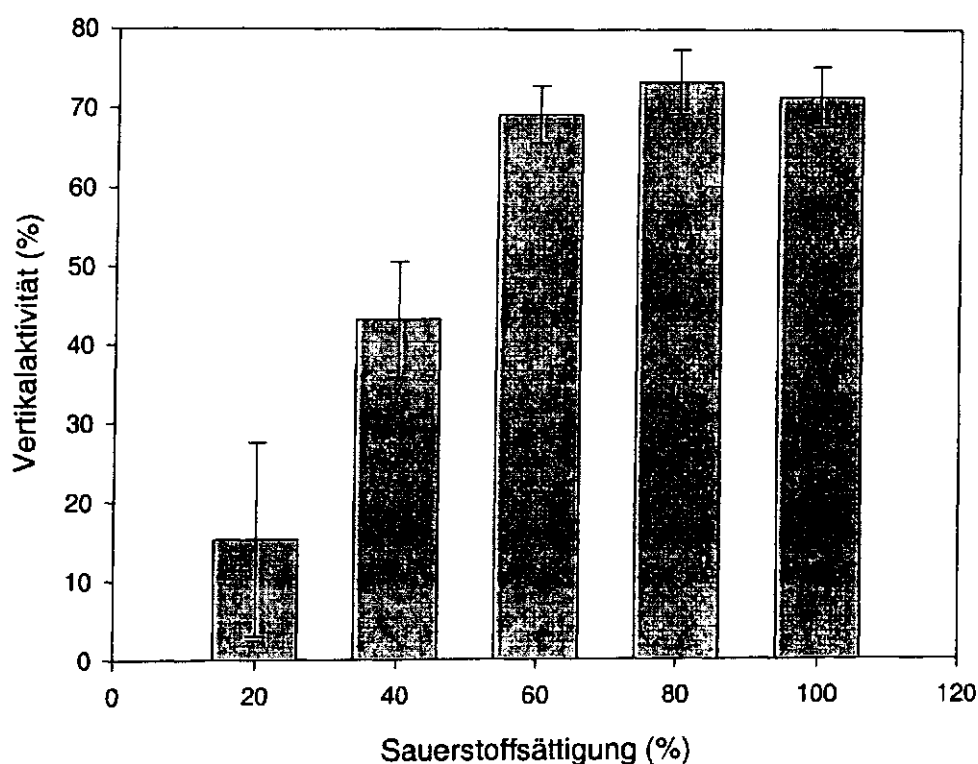


**Abb. 16:** Anteil lebensfähiger Brut in Abhängigkeit vom Sauerstoffangebot relativ zum Anteil bei 100%  $O_2$  Sättigung

Es ist festzustellen, daß auch in der Kombination der Ergebnisse ein lebensfähiger Schlupf unterhalb von  $2 \text{ ml } O_2 \text{ l}^{-1}$  nicht stattfindet. Die Gesamtsterblichkeit bis zum Ende der Dottersackphase beträgt 100%. Bei  $4 \text{ ml } O_2 \text{ l}^{-1}$  durchläuft die Regressionslinie die 0,5 - Parallele. Eine Halbierung des Sauerstoffangebotes vom Sättigungswert resultiert in einer Halbierung der Anzahl des lebensfähigen Schlupfs bzw. einer Verdopplung der Gesamtsterblichkeit, ausgehend vom Gesamtaufkommen an Eiern.

### 3.3.2 Einfluß der Sauerstoffkonzentration auf das Verhalten der Larven

Über den Einfluß auf die Sterblichkeit hinaus hatte der Sauerstoffgehalt auch einen Einfluß auf das Verhalten der Tiere. Die weiter oben beschriebenen Bewegungsformen sowie Schwimm- und Sinkgeschwindigkeiten änderten sich nur wenig. Die Tiere zeigten weiterhin die typischen Verhaltensmuster, bei denen die aktiven Schwimmphasen von unterschiedlich langen Pausen unterbrochen wurden. In allen Sauerstoffstufen versuchten sich die Fische weiterhin nach oben zu orientieren, Änderungen der bevorzugten Schwimmrichtung waren nicht zu beobachten. Die unterschiedlichen Sauerstoffkonzentrationen hatten aber einen Einfluß auf die Aktivität der Larven (Abb. 17).



**Abb. 17:** Mittlere Vertikalaktivität von Dorschlarven (Alter 6 bis 10 Tage) bei unterschiedlichen Sauerstoffsättigungen ( $T = 7^{\circ}\text{C}$ ,  $S = 11$  psu). Angegeben ist der Mittelwert für je 20 Einzelmessungen ( $\pm 1$  SE). Die 20%-Angabe beruht auf Larven, die bei höheren Sättigungen erbrütet und erst sechs Tage nach Schlupf in diese Sauerstoffstufe umgesetzt wurden.

Während Sättigungen zwischen 60 und 80% keine wesentlichen Abweichungen im Vergleich zum 100%-Niveau ergaben, war die Aktivität bei 40 und vor allem 20% Sättigung deutlich vermindert. An dieser Stelle muß auf ein Artefakt hingewiesen werden, das während der Versuche auftrat: Frisch geschlüpfte Larven waren bei einem Sauerstoffgehalt von 20% nicht lebensfähig. Wenn jedoch ältere Tiere ( $> 5$  Tage), die ihre Entwicklung bei ausreichendem Sauerstoffangebot erfahren hatten, für die Versuche in die unterste

Sauerstoffstufe umgesetzt wurden, so waren diese unter den gegebenen Bedingungen lebensfähig, wenn auch bei stark verminderter Aktivität. Bei 20% waren die Larven im wesentlichen auf den unteren Teil des Beobachtungsgefäßes beschränkt, nur sporadisch gelangten einige Tiere an die Wasseroberfläche. Nach einiger Zeit sanken die Larven meist wieder ab. Ein Einfluß der Sauerstoffsättigung auf die Schwimmggeschwindigkeit der Larven ist nicht festzustellen (t-test zwischen 40 und 100%,  $\alpha = 0,05$ ;  $p = 0,64$ ).

#### **3.4 Bedeutung der Hydrographie für die Vertikalwanderung**

Die oben beschriebenen Ergebnisse sollen im folgenden genutzt werden, um die Dauer der Initialwanderung zu berechnen. Dabei sollen folgende Modellannahmen gelten:

- Die Schlupftiefe beträgt 70 m. Für das Überleben notwendige Bedingungen finden die Larven in 30 m Tiefe vor. Entsprechend sind in der Initialwanderung 40 m Vertikaldistanz zurückzulegen. Die entsprechenden hydrographischen Parameter enthält Tabelle 4.
- Das genaue Alter der Larven wird vorerst nicht berücksichtigt. Es wird mit gepoolten Daten für Tiere zwischen sechs und zehn Tagen gerechnet. Die Fische sind 72% der Zeit aktiv (= Mittelwert aus allen vier Salzgehalten für sechs bis zehn Tage alte Tiere). Pausen nehmen 28% der Zeit ein.
- Die Larven steigen oder sinken jeweils senkrecht. Zeiten für Winkeländerungen oder für Adaptationen an veränderte Umweltbedingungen werden nicht berücksichtigt.

Die für die Kalkulation notwendigen Parameter sind in Tabelle 5 aufgelistet. Berechnet man die aufzuwendende Zeit für die Überwindung der 40 m Vertikaldistanz vor dem Hintergrund der gegebenen Salzgehaltsverteilung des Bornholmbeckens im Mai 1998, so erhält man einen Zeitaufwand von 2 Stunden und 17 Minuten für das Zurücklegen dieser Strecke. Unter den beschriebenen Voraussetzungen stellt dieses den Minimalwert für die Initialwanderung dar.

Selbst unter der Annahme, daß die Larven nicht senkrecht, sondern mit einem theoretischen Winkel von  $45^\circ$  aufsteigen würden (entspricht einer zurückzulegenden Strecke von 56,6 m), werden nur etwas über drei Stunden für die Wanderung benötigt.

Da auch die Sauerstoffsättigung einen Einfluß auf die Aktivität der Larven hat, soll in einem weiteren Ansatz die entsprechende Sauerstoffsättigung in den Wasserschichten mit berücksichtigt werden. Die dafür notwendigen Parameter sind in Tabelle 6 aufgelistet.

Tab. 4: Meßwerte der Vertikalprofile im Bornholmbecken (Mai 98). Es sind die Mittelwerte aus 12 Stationen mit mehr als 80 m Wassertiefe angegeben.

Tiefe (m)	Temp (°C)	Salz (psu)	O <sub>2</sub> (ml/l)	O <sub>2</sub> (%)	Tiefe (m)	Temp (°C)	Salz (psu)	O <sub>2</sub> (ml/l)	O <sub>2</sub> (%)
4	9,2	7,1	7,9	103,1	49	4,3	7,9	7,4	86,6
5	9,0	7,1	7,9	102,8	50	4,3	7,9	7,4	85,8
6	8,9	7,1	7,9	102,6	51	4,3	8,2	7,3	84,8
7	8,8	7,1	7,9	102,4	52	4,3	8,4	7,2	83,6
8	8,6	7,1	8,0	102,2	53	4,3	8,7	7,0	82,4
9	8,5	7,1	8,0	101,9	54	4,3	8,9	6,9	81,2
10	8,3	7,1	8,0	101,7	55	4,4	9,2	6,8	79,8
11	8,2	7,1	8,0	101,4	56	4,4	9,6	6,6	77,8
12	8,1	7,1	8,0	101,1	57	4,5	10,1	6,4	75,6
13	8,0	7,1	8,0	100,8	58	4,5	10,5	6,2	73,5
14	7,8	7,1	8,0	100,4	59	4,6	11,0	6,0	71,3
15	7,7	7,1	7,9	100,0	60	4,7	11,4	5,8	69,1
16	7,6	7,1	7,9	99,6	61	4,9	11,9	5,4	65,1
17	7,4	7,1	7,9	99,2	62	5,1	12,4	5,0	60,7
18	7,3	7,1	7,9	98,8	63	5,4	12,8	4,6	56,4
19	7,1	7,1	7,9	98,4	64	5,6	13,3	4,2	52,0
20	7,0	7,1	7,9	98,0	65	5,9	13,8	3,8	47,5
21	6,7	7,1	7,9	97,4	66	6,1	14,1	3,4	42,5
22	6,5	7,1	7,9	96,8	67	6,4	14,3	2,9	37,2
23	6,2	7,2	7,9	96,2	68	6,7	14,6	2,5	31,9
24	6,0	7,2	7,9	95,6	69	7,0	14,8	2,1	26,6
25	5,7	7,2	7,9	95,1	70	7,3	15,1	1,6	21,4
26	5,5	7,2	7,9	94,6	71	7,5	15,3	1,3	17,5
27	5,4	7,2	7,9	94,1	72	7,7	15,4	1,1	13,8
28	5,2	7,2	7,9	93,7	73	7,9	15,6	0,8	10,1
29	5,0	7,2	7,9	93,2	74	8,2	15,8	0,5	6,4
30	4,8	7,3	7,9	92,7	75	8,4	16,0	0,2	3,0
31	4,7	7,3	7,9	92,5	76	8,4	16,1	0,1	1,9
32	4,6	7,3	7,9	92,4	77	8,5	16,2	0,1	1,6
33	4,6	7,3	7,9	92,2	78	8,6	16,3	0,1	1,4
34	4,5	7,3	7,9	92,1	79	8,6	16,4	0,1	1,1
35	4,5	7,3	7,9	92,0	80	8,7	16,5	0,1	0,8
36	4,5	7,3	7,9	91,8	81	8,7	16,5	0,1	0,8
37	4,4	7,4	7,9	91,7	82	8,7	16,6	0,1	0,8
38	4,4	7,4	7,9	91,5	83	8,7	16,6	0,1	0,9
39	4,4	7,4	7,9	91,4	84	8,8	16,6	0,1	0,9
40	4,4	7,4	7,9	91,2	85	8,8	16,7	0,1	0,9
41	4,4	7,4	7,8	90,9	86	8,8	16,7	0,1	1,0
42	4,4	7,5	7,8	90,5	87	8,8	16,7	0,1	1,0
43	4,4	7,5	7,8	90,1	88	8,8	16,7	0,1	1,0
44	4,4	7,5	7,7	89,7	89	8,8	16,7	0,1	1,0
45	4,4	7,6	7,7	89,3	90	8,9	16,7	0,1	1,0
46	4,4	7,6	7,6	88,6	91	8,9	16,8	0,1	1,1
47	4,3	7,7	7,6	87,9	92	8,9	16,8	0,1	1,2
48	4,3	7,8	7,5	87,2					



Tab. 5: Parameter zur Kalkulation der Vertikalwanderung.

Salinität (psu)	Sinkgeschw. (mm/s)	Zeitanteil Sinken (%)	Vertikalgeschw. (mm/s)	Zeitanteil Aktivität (%)	Nettogeschw. (mm/s)
7	3,1	28	7,5	72	+4,5
9	2,4	28	8,5	72	+5,4
11	1,8	28	8,1	72	+5,3
13	1,1	28	7,9	72	+5,4
15	0,4	28	7,9	72	+5,6

Tab. 6: Parameter zur Kalkulation der Vertikalwanderung unter Berücksichtigung des Sauerstoffangebotes. Sink- und Schwimmgeschwindigkeiten wie in Tabelle 5.

Sauerstoffgehalt (%)	Zeitanteil Sinken (%)	Zeitanteil Aktivität (%)	Nettogeschwindigkeit (mm/s)		
			11 psu	13 psu	15 psu
20	84,7	15,3	-0,2	+0,3	+0,9
40	56,8	43,2	+2,5	+2,8	+3,2
60	30,8	69,2	+5,1	+5,1	+5,3
80	26,7	73,3	+5,5	+5,5	+5,7
100	28,6	71,4	+5,3	+5,3	+5,5

Die Nettogeschwindigkeit, also die Geschwindigkeit, mit der das Tier tatsächlich in der Wassersäule aufsteigen kann, ist in allen getesteten Salzgehalten positiv. Nur bei einem Salzgehalt von 11 psu oder weniger in Kombination mit einer Sauerstoffsättigung von 20% ist die Nettogeschwindigkeit negativ. Die entsprechenden Larven sind nicht in der Lage, einen solchen Wasserkörper zu durchqueren. Die Nettogeschwindigkeit zeigt durchweg höchste Werte für eine Salinität von 15 psu. Dies liegt begründet in der geringen Sinkgeschwindigkeit von 0,4 mm/s, welche schon mit kleinen Schwimmgeschwindigkeiten kompensiert werden kann.

Die Kombination der entsprechenden Aktivitäts-, Geschwindigkeits- und Sauerstoffwerte mit den hydrographischen Gegebenheiten des Bornholmbeckens im Mai 1998 erbringt einen Zeitaufwand von knapp vier Stunden für die Initialwanderung. Somit erhöht sich bei Berücksichtigung des Sauerstoffangebotes die Dauer für die Überwindung der Vertikaldistanz um etwa eineinhalb Stunden.

Abschließend sei noch das Alter der Larven mit in Betracht gezogen. Ausgehend von den mittleren Sink- und Schwimmgeschwindigkeiten sowie den Aktivitätsraten für das entsprechende Alter zeigt sich, daß die Fische bis einschließlich zum Alter von vier Tagen nicht in der Lage sind, eine komplette Initialwanderung durchzuführen. In Salzgehalten geringer als 13 psu können sie aufgrund ihrer geringen Aktivität die höheren Sink-

geschwindigkeiten nicht kompensieren. Vier Tage alte Larven besitzen allerdings schon die Möglichkeit, bis in Salzgehalte um 11 psu aufzusteigen. Dies entspricht 60 m Wassertiefe im gewählten Beispiel. Für diese 10 m Vertikaldistanz benötigen sie allerdings noch eine Zeit von mehr als sieben Stunden. Erst ab einem Alter von fünf Tagen können die Larven die Vertikalwanderung erfolgreich abschließen (Tab. 7). Der Zeitaufwand liegt bei knapp zehn Stunden. Mit zwei bis drei Stunden sind ältere Tiere deutlich schneller. Ab einem Alter von zehn Tagen nimmt die notwendige Zeitspanne für die Vertikalwanderung wieder zu. Zwölf Tage alte Larven benötigen wieder fast elf Stunden, noch ältere Tiere können die entsprechende Distanz nicht mehr erfolgreich überwinden.

Der Einfluß der Sauerstoffsättigung verlängert unter den gegebenen hydrographischen Bedingungen die Zeitspanne um ein bis zwei Stunden für alle Altersstufen, hindert die Tiere aber nicht an einem erfolgreichen Aufstieg.

**Tab. 7:** Dauer der Vertikalwanderung zwischen 70 und 30 m Wassertiefe mit Berücksichtigung des Alters der Larven

<b>Alter (Tagen)</b>	<b>Dauer (Std, Min)</b>	<b>Dauer (Std, Min) mit Sauerstoff</b>
<b>3</b>	Kein erfolgreicher Aufstieg	Kein erfolgreicher Aufstieg
<b>4</b>	Kein erfolgreicher Aufstieg	Kein erfolgreicher Aufstieg
<b>5</b>	9,51	11,0
<b>6</b>	3,33	5,15
<b>7</b>	2,29	3,52
<b>8</b>	2,11	3,29
<b>9</b>	1,40	3,17
<b>10</b>	1,52	3,44
<b>11</b>	2,11	3,29
<b>12</b>	10,54	11,37

## 4. Diskussion

Die durchgeführten Versuche zeigen, daß das Verhalten der Larven nicht zu allen Zeiten gleich, sondern an den Entwicklungsfortschritt während der Dottersackphase gekoppelt ist. Wesentliche morphologische Veränderungen finden ihre Entsprechung im Verhalten der Tiere. Diese Verhaltensänderungen manifestieren sich zu Zeiten, zu denen sie biologisch sinnvoll sind und so den Tieren die für das Überleben notwendige Initialwanderung ermöglichen.

Während der Versuche erfolgte der Larvenschlupf generell vor dem Erreichen des Eistadiums V. Das Fehlen dieses Stadiums ist für den Ostseedorsch von diversen Autoren beschrieben worden (Westernhagen 1970, Müller & Pommeranz 1984, Wieland 1988, Ohldag et al. 1991) und als charakteristisch anzusehen. Die Larven schlüpfen nicht vollständig entwickelt. Sie besitzen noch die gleiche Schwebfähigkeit wie die Eier und müssen daher ihre Position in der Wassersäule noch nicht durch aktives Schwimmen halten.

Etwa drei Tage nach Schlupf sind die Tiere normal dorso-ventral orientiert und ihr Verhalten ist geprägt durch den Wechsel aktiver und passiver Phasen. Diese Verhaltensweise wird auch von Skiftesvik (1992) für Larven des atlantischen Dorsches beschrieben und findet sich ebenso bei anderer Arten (z.B. Hering *Clupea harengus* [Rosenthal 1968] und Heilbutt *Hippoglossus hippoglossus* [Pittmann et al. 1990]). Der Dottervorrat nimmt im Verlauf der Entwicklung mehr und mehr ab und die Tiere beginnen aufgrund der abnehmenden Schwebfähigkeit langsam zu sinken. Jetzt ist eine vermehrte Aktivität der Larven vonnöten, um die negative Bewegungsrichtung zu kompensieren. Diesem Umstand wird durch die beginnende Vertikalaktivität auch Rechnung getragen.

Die Dauer der aktiven Phasen wird dabei vom Alter der Tiere beeinflusst. Die Vertikalaktivität der Larven steigt etwa vier Tage nach Schlupf deutlich an. Zu diesem Zeitpunkt ist die Pigmentierung der Augen abgeschlossen, so daß die Larven sich optisch orientieren können. Maximalwerte werden zwischen dem sechsten und zehnten Tag der Entwicklung erreicht, anschließend sinkt die Vertikalaktivität wieder ab. Das Aktivitätsmaximum fällt zeitlich zusammen mit dem Entwicklungsschritt des Mauldurchbruchs bei den Larven, der spätestens um den sechsten Tag herum stattfindet. Gleichzeitig sind die Kiefer auch funktionsfähig und die Tiere morphologisch zum Übergang auf die exogene Ernährungsweise vorbereitet. Der Rückgang der Vertikalaktivität mit fortschreitendem Alter beginnt, wenn der Dottervorrat weitgehend aufgezehrt ist. Da die Larven während der Versuche nicht gefüttert wurden,

standen ihnen keine exogenen Energiequellen zur Verfügung. Die verstärkte Passivität ist entweder eine direkte Folge des Hungerzustandes oder eine Schutzmaßnahme, um die verbleibenden Energiereserven zu schonen. Zu diesem Zeitpunkt mit nahezu aufgebrauchtem Dottervorrat ist der „point-of-no-return“ jedoch bereits überschritten (um Tag 10 für atlantische Dorschlarven, Ellertsen et al. 1980; Kjorsvik et al. 1991). Daher scheint eine gezielte Schonung der Energiereserven zu diesem Zeitpunkt nicht mehr hilfreich und deshalb wenig wahrscheinlich. Dagegen spricht auch, daß kurz darauf ein Massensterben der Larven zu beobachten ist.

Einen ähnlichen Verlauf des Aktivitätsmusters beschreibt auch Skiftesvik (1992) für Larven des atlantischen Kabeljaus. Während der ersten drei Tage nach Schlupf bleibt die Aktivität unterhalb 10%. Ungefütterte Larven zeigen Maximalwerte von 30% um Tag sechs bis sieben, anschließend geht das Niveau auf 2% am vierzehnten Tag nach Schlupf zurück. Ebenso berichten Nissling et al. (1994) von geringer Aktivität frisch geschlüpfter Larven des Ostseedorsches. Maximale Werte werden für sechs bis zehn Tage alte Larven aufgezeigt, was sehr gut mit den eigenen Ergebnissen übereinstimmt. Auch bei Ellertsen et al. (1980) weisen die Larven des norwegischen Kabeljaus geringe Anfangsaktivitäten auf, wobei die Larven passiv im Wasserkörper schweben. Höhere Aktivitäten sind mit dem Übergang zur exogenen Ernährung verknüpft.

Die gefundenen mittleren Schwimmgeschwindigkeiten während der Dottersackphase liegen bei 8 mm/s. Da die Schwimmgeschwindigkeit sich mit dem Alter der Tiere ändert, kann dieser Wert mit den meisten verfügbaren Literaturangaben nicht direkt verglichen werden. Für drei Tage alte Larven aus dem Bornholmbecken berichten Waller & Rosenthal (1995) von Geschwindigkeiten zwischen 1,2 bis 6,6 mm/s (Mittelwert 4,3). Der Wert von 2,3 mm/s aus den eigenen Untersuchungen liegt innerhalb dieses Beobachtungsrahmens. Für sechs Tage alte Larven des Ostseedorsches aus dem Gotlandbecken ermittelten Nissling et al. (1994) Werte bis zu 4 mm/s. Diese Angaben liegen etwas unterhalb der in dieser Studie beobachteten 5 mm/s für entsprechend alte Tiere. Für sechs Tage alte Larven des arktisch-norwegischen Kabeljaus geben Tilseth & Ellertsen (1984) 3 mm/s an. Die ermittelten Werte bewegen sich offensichtlich im Rahmen des normalen Schwimmvermögens von Dorschlarven. Yin & Blaxter (1989) geben als mittlere Schwimmgeschwindigkeit für Dorschlarven 1,7 Körperlängen/s an. Die Länge der für die Verhaltensbeobachtungen genutzten Larven lag im wesentlichen zwischen 4 und 5 mm (von Schlupf bis Ende

Dottersackphase). Die mittlere Schwimmgeschwindigkeit von 8 mm/s während der Dottersackphase entspricht somit 1,6 bis 2 Körperlängen/s, welches mit den obigen Angaben übereinstimmt. Die maximale Schwimmgeschwindigkeit geben Yin & Blaxter (1987) mit 5,7 Körperlängen/s an. Dieses entspricht etwa 23–28 mm/s. Diese Werte sind in der vorliegenden Studie nicht erreicht worden. Die größte überhaupt gemessene Geschwindigkeit lag bei annähernd 19 mm/s.

Die zeitliche Veränderung der Schwimmgeschwindigkeiten von Larven des arktisch-norwegischen Kabeljaus schildert Skiftesvik (1994). Sie berichtet von einer hohen Anfangsgeschwindigkeit um 9 mm/s nach Schlupf, einhergehend mit geringer Aktivität. Die Geschwindigkeit verringert sich und liegt bei vier Tage alten Tieren um 5 mm/s. Zwischen dem fünften und zehnten Tag nach Schlupf liegen die Werte zwischen 2 und 3 mm/s und steigen anschließend wieder an. Extremwerte bis 27 mm/s finden sich bei ungefütterten Tieren, die älter als 11 Tage sind und kurz darauf hohen Sterblichkeiten unterliegen. Dieses Schema ist mit dem in dieser Studie vorgefundenen nicht vereinbar. Da sich die Entwicklung des arktisch-norwegischen Dorsches jedoch oberflächennah vollzieht, ist hier keine Notwendigkeit für eine vergleichbare Initialwanderung gegeben. Wie zudem Neilson et al. (1986) und Anderson & Young (1994) zeigen, nimmt beim atlantischen Kabeljau die Schwebefähigkeit der Larven zwischen Schlupf und Übergang auf die exogene Ernährung noch zu bzw. ist größer als die der Eier. Daher sind die im Vergleich zum Ostseedorsch geringeren Aktivitäten und die während der Dottersackphase relativ gleichbleibenden Schwimmgeschwindigkeiten ausreichend, um die Larven in der Wassersäule zu positionieren.

Die Versuche zeigen einen deutlichen Einfluß des Salzgehaltes auf die Sinkgeschwindigkeit der Larven. Zu diesem Ergebnis kommen auch Waller & Rosenthal für dreitägige Larven (1995). Die Sinkgeschwindigkeit steigt mit dem Alter an und spiegelt die abnehmende Schwebefähigkeit der Larven wider. Demgegenüber ist ein Einfluß auf die Schwimmgeschwindigkeit nicht feststellbar, wie dies auch Nissling et al. (1994) berichten. Somit fällt dem Salzgehalt neben seiner Bedeutung für die Vertikaleinstellung der Eier (Nissling & Westin 1991, Wieland 1995, Wieland & Jarre-Teichmann 1997) ein weiteres Gewicht für die Initialwanderung der Larven zu, denn Aktivität und Schwimmgeschwindigkeit während der Vertikalwanderung müssen für ein erfolgreiches Aufsuchen der euphotischen Zone die Sinkgeschwindigkeit übersteigen.

Zu dieser Leistung sind erst Tiere ab einem Alter von fünf Tagen in der Lage, wie die Kalkulationen unter Berücksichtigung des Alters zeigen. Jüngere Tiere können die erforderliche Strecke noch nicht zurücklegen. Somit kann ein theoretisches Verteilungsmuster erwartet werden, in dem sich die frischgeschlüpften Larven bis zu einem Alter von vier Tagen unterhalb der Halocline befinden. Tiere ab einem Alter von fünf Tagen können sich in oder oberhalb der Halocline aufhalten. Dieses Bild deckt sich weitgehend mit der von Grønkjær & Wieland (1997) anhand von Felddaten aufgezeigten Vertikalverteilung. Die jüngsten Stadien finden sich dabei unterhalb der Halocline. Tiere mit einem Alter zwischen vier und acht Tagen finden sich hauptsächlich in oder oberhalb der Halocline. Dies trifft mit den Zeiten verstärkter oder größter Vertikalaktivität im Experiment zusammen, während sich noch ältere, zur exogenen Ernährung übergegangene Tiere, in den oberen Wasserschichten befinden. Wenn sich ältere Tiere unterhalb der Halocline befinden, kann es sich hierbei um Tiere handeln, die auch nach erfolgreicher Initialwanderung keine ausreichenden Bedingungen zum Überleben vorfanden und wieder abgesunken sind. Wie die Versuche zeigen, nimmt die Aktivität hungernder Tiere ab dem zehnten Tag wieder ab und die Larven sinken relativ schnell in der Wassersäule.

Eine erfolgreiche Initialwanderung ist vom Alter der Tiere abhängig. Die Larven sind etwa sechs Tage nach Schlupf aufgrund der funktionsfähigen Kiefer zum Übergang auf die exogene Ernährung bereit. Da der Dottersack um den zehnten Tag herum aufgezehrt ist und zu diesem Zeitpunkt auch der „point-of-no-return“ erreicht wird, steht ihnen somit ein Zeitfenster von vier Tagen für das Aufsuchen der höheren Wasserschichten und die Aufnahme exogener Energie zum Überleben zur Verfügung. Wie die Kalkulationen zur Dauer der Vertikalwanderung zeigen, erscheint der Aufstieg innerhalb dieses Zeitfensters jedoch problemlos realisierbar. Die entsprechenden Dottersacklarven sind in der Lage, die erforderliche Distanz innerhalb weniger Stunden zurückzulegen. Die Zeiten maximaler Vertikalaktivität halten über einen Zeitraum von etwa vier Tagen an, ohne daß eine Abnahme in der Geschwindigkeit oder Aktivität feststellbar wäre. Dies zeigt, daß der Energievorrat des Dottersacks ausreichend ist, um das Erreichen der oberen Wasserschichten vor dem Aufzehren der endogenen Nahrungsreserven sicherzustellen. Somit erweisen sich der geringe Salzgehalt des Oberflächenwassers und die daraus folgende Notwendigkeit des Aufstiegs aus salzreicheren Tiefen allein nicht als kritische Bedingungen für die Entwicklung der Larven im Bornholmbecken.

Bei Betrachtungen zur Entwicklungsgeschwindigkeit von Eiern und Larven ist auch die Temperatur als Einflußgröße zu berücksichtigen. Der grundsätzlich bekannte Temperatureffekt war auch in den vorliegenden Experimenten nachweisbar. So verkürzt eine Temperaturerhöhung von 7° C auf 9° C nicht nur die Entwicklungszeit der Eier, sondern auch das Zeitfenster zwischen Mauldurchbruch und Dottersackleerung um einen Tag. Dies ist jedoch vor dem Hintergrund der errechneten Dauer der Migration in die euphotische Zone nicht als wesentlich zu erachten, zumal sich Schwimmgeschwindigkeit und Aktivität nicht entscheidend ändern. Eine Bedeutung der Temperatur für das Überleben der Larven steht nur dann zu vermuten, wenn extreme Unterschiede zwischen der Umgebungstemperatur der Ei- bzw. frühen Larvenentwicklung und der Temperatur oberhalb der Halocline auftreten und dadurch nach Erreichen der oberen Wasserschichten die Zeit bis zum point-of-no-return verkürzt wird. Da sich exogen ernährende Larven aber im allgemeinen unterhalb der Thermocline aufhalten (Grønkjær & Wieland 1997), ist eine solche Konstellation unwahrscheinlich.

Die Experimente zur Ei- und Larvenentwicklung in verschiedenen Sauerstoffsättigungen belegen, daß sich reduzierte Sauerstoffwerte auf den Anteil an lebensfähigem Schlupf auswirken. Wieland et al. (1994) untersuchten den Einfluß von Sauerstoff auf die Eientwicklung und zeigen, daß unterhalb von 2 ml O<sub>2</sub>/l keine erfolgreiche Eientwicklung mehr stattfindet. Dies wird durch die vorliegenden Ergebnisse untermauert. Für maximal vier Tage alte Larven des Ostseedorsches berichtet Nissling (1994) erhöhte Sterblichkeit bei Sauerstoffgehalten von weniger als 3 mg O<sub>2</sub>/l (~2,3 ml O<sub>2</sub>/l). Dabei wurden die Eier bei ausreichendem Sauerstoffangebot erbrütet und erst als frisch geschlüpfte bzw. zwei Tage alte Larven für maximal 48 Stunden in den Versuchen dem reduzierten Sauerstoffmilieu ausgesetzt. Erfolgt -wie im vorliegenden Fall- die gesamte Entwicklung in unterschiedlichen Sättigungen, so ist darüberhinausgehend auch eine Auswirkung des Sauerstoffangebotes oberhalb von 2 ml/l auf die Anteile an lebensfähigen Larven bis zum Ende der Dottersackphase erkennbar. Für die Berechnung des sogenannten „Reproductive volume“ (Plikshs et al. 1993), also des Volumens, das der Brut der Ostseedorsche für eine erfolgreiche Entwicklung zur Verfügung steht, wird bisher als untere Grenze für lebensfähige Eier eine Salinität von 11 psu und ein Sauerstoffgehalt von 2 ml/l angenommen. Es wird somit vorausgesetzt, daß unterhalb von 2 ml O<sub>2</sub>/l keine Entwicklung mehr erfolgt, während oberhalb dieses Limits die Entwicklung nicht beeinflusst wird. Mit der vorliegenden Beziehung zwischen der Sauerstoffkonzentration und dem Gesamtaufkommen an lebensfähigen Larven

kann erstmals die Bedeutung der Sauerstoffsättigung auch oberhalb dieser Grenze berechnet werden.

Finn et al. (1995) zeigen in ihrer Untersuchung über den Respirationsmetabolismus des atlantischen Dorsches, daß der Sauerstoffbedarf während der Entwicklung kontinuierlich ansteigt. Erst drei bis vier Tage nach Schlupf der Larven sinkt der Sauerstoffbedarf wieder ab. Vor diesem Hintergrund wird erklärbar, warum ältere Larven im Gegensatz zu frisch geschlüpften in 20% Sättigung überleben können. Da allerdings höhere Aktivitätsraten auch mit einem größeren Sauerstoffbedarf verbunden sind (Kaufmann 1990), weisen die Larven unterhalb von 60% Sättigung verminderte Aktivitäten auf.

Im Gegensatz zur großen Bedeutung des Sauerstoffs für die Überlebensfähigkeit der Brut ist die Bedeutung für die Initialwanderung geringer. Selbst reduzierte Sauerstoffwerte machen eine erfolgreiche Vertikalwanderung nicht von vorn herein unmöglich. Zwar reduzieren sie die Vertikalaktivität der Larven nicht unerheblich, jedoch sind mit reduzierten Sauerstoffwerten im Bornholmbecken meist Salzgehalte über 13 psu verbunden. Dies bedeutet relativ geringe Sinkgeschwindigkeiten für die Larven, so daß sie selbst bei geringer Vertikalaktivität die entsprechenden Wasserschichten verlassen können. Wie die Kalkulationen zur Initialwanderung aufzeigen, verlängert der reduzierte Sauerstoffgehalt im Tiefenwasser den Zeitbedarf bis zum Erreichen der höheren Wasserschichten nur um die Größenordnung einiger Stunden. Diese Zeitspanne ist aber bei Berücksichtigung des zur Verfügung stehenden Zeitfensters als unwesentlich zu erachten. Normal entwickelte Larven des Ostseedorsches im Bornholmbecken sind bei Sauerstoffsättigungen, die zum Überleben der Brut ausreichen, auch in der Lage, eine erfolgreiche Initialwanderung durchzuführen. Somit kommt dieser ersten Vertikalwanderung der Dorschlarven unter Beeinflussung verminderter Sauerstoffsättigungen nicht die limitierende Bedeutung zu, die vor diesen Untersuchungen zu vermuten war (z.B. Waller & Rosenthal 1995, Wieland et al. 1994, Wieland 1995, Grønkjær & Wieland 1997).

Die Vertikalwanderung der zum Übergang auf die exogene Ernährung bereiten Larven kann allerdings dann eingeschränkt sein, wenn geringe Sauerstoffsättigungen mit Salzgehalten von 11 psu oder weniger zusammenfallen. Dies kann im Bornholmbecken in Jahren mit einem intermediären Sauerstoffminimum im Zwischenwasser auftreten, wie sie bei einem Salzwassereinbruch aus der Nordsee nach einer langen Stagnationsperiode vorkommen können. Unter solchen hydrographischen Bedingungen besitzen die Larven nicht das



Potential, die entsprechenden Zonen zu durchschwimmen und Zonen mit optimalen Überlebensbedingungen aufzusuchen. Dies kann einer der Gründe sein, warum auch in einem Jahr nach einem Einstromereignis die Abundanz der Jungdorsche im Bornholmbecken nicht zwangsläufig zunimmt.

Wesentlich häufiger als im Bornholmbecken treten diese Erscheinungen im Gotlandbecken auf (Plikshs et al. 1999). So wurden beispielsweise 1995 im südlichen Gotlandbecken in größeren Tiefen hydrographische Bedingungen beobachtet, die eine Entwicklung durchaus möglich machten (Salzgehalt über 11 psu und Sauerstoff oberhalb 2 ml/l). Über dieser Zone befand sich ein Wasserkörper mit geringeren Sauerstoffwerten und einer Schichtdicke von etwa 30 m. Somit konnten sich zwar Eier entwickeln, eine erfolgreiche Initialwanderung war diesen Larven aufgrund der vorliegenden Ergebnisse aber nicht möglich, so daß sie nicht zur Rekrutierung des Dorschbestandes beitragen konnten. Wenn im Gotlandbecken dennoch Larven oder Jungdorsche anzutreffen sind, so ist dies darauf zurückzuführen, daß einerseits die Bereiche des intermediären Sauerstoffminimums nicht flächen- bzw. becken deckend sein müssen. Tatsächlich beschränkte sich diese Zone im genannten Fall auf das südliche Becken.

Generell wird deutlich, daß die für das Überleben notwendige vertikale Initialwanderung von den Larven des Dorsches in der Ostsee ohne Probleme bewerkstelligt wird. Die parallel zur morphologischen Entwicklung ablaufenden Verhaltensänderungen ermöglichen den Tieren eine erste recht schnelle Vertikalwanderung zu einem Zeitpunkt, zu der sie biologisch sinnvoll und für das Überleben notwendig ist. Der Erfolg dieser Wanderung kann allerdings durch besondere Sauerstoff- und Salzgehaltsbedingungen gefährdet werden.

Ein erfolgreiches Aufsuchen der oberen Wasserschichten durch die Kopplung larvalen Verhaltens mit dem Entwicklungsfortschritt der Tiere ist auch für die eingangs erwähnten Arten *Theragra chalcogramma* (Olla et al. 1996), *Benthosoma pterotum* (Gjoesaeter & Tilseth 1988) und *Micromesistius poutassou* (Coombs et al. 1981) beschrieben. Dies mag zusammen mit den vorliegenden Ergebnissen als Indiz dafür gewertet werden, daß die Vertikalwanderung mariner Fischlarven und vielleicht mariner Organismen allgemein mit weniger Problemen behaftet sein kann, als es angenommen wird.

## 5. Zusammenfassung

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist die Beschreibung des Verhaltens der Larven des Ostseedorsches während der Dottersackphase.

Zu diesem Zwecke wurden Dorscheier unter kontrollierten Bedingungen erbrütet und das Verhalten der Larven während ihrer weiteren Entwicklung mit Hilfe eines Videosystems registriert. Die erhobenen Daten wurden hinsichtlich des allgemeinen Verhaltens der Tiere wie beispielsweise der Aktivitätsmuster und Schwimmgeschwindigkeiten sowie die Beeinflussung durch die Faktoren Salzgehalt, Temperatur und Sauerstoffsättigung ausgewertet. Die Interpretation der gewonnenen Erkenntnisse erfolgte vor dem Hintergrund einer notwendigen aktiven Vertikalwanderung junger Dorschlarven aus der Schlupftiefe in höhere Wasserschichten, in denen sie die für das weitere Überleben notwendigen Bedingungen mit genügend Beuteorganismen und ausreichend Licht zum erfolgreichen Jagen vorfinden.

In den Versuchen zeigte sich, daß das Verhalten der Larven nicht zu allen Zeiten gleich, sondern an den Entwicklungsfortschritt im Verlaufe der Dottersackphase gekoppelt ist. Das Verhalten der Tiere ist geprägt durch den Wechsel aktiver und passiver Phasen. Während frisch geschlüpfte Larven weitgehend inaktiv sind, steigt die Vertikalaktivität vier Tage alter Larven merklich an und erreicht Maximalwerte zwischen dem sechsten und zehnten Tag der Entwicklung. Der Anstieg der Aktivität fällt zeitlich zusammen mit der vollständigen Pigmentierung der Augen, die höchsten Aktivitätsraten setzen mit dem Entwicklungsschritt des Mauldurchbruches der Tiere ein. Der Rückgang der Vertikalaktivität beginnt, wenn die Energiereserven im Dottersack aufgezehrt sind.

Auch das Schwimmvermögen der Larven ist altersabhängig. Es steigt bis zum Aufzehren des Dottersackes an, die mittlere Schwimmgeschwindigkeit liegt bei 8 mm/s. Ebenso vergrößert sich die Sinkgeschwindigkeit passiver Tiere im Verlauf der Dottersackphase. Sie wird entscheidend beeinflusst durch den Salzgehalt des Wassers. Je geringer der Salzgehalt, um so höher ist die Sinkgeschwindigkeit. Demgegenüber hat die Salinität für die Schwimmgeschwindigkeit aktiver Larven keine Bedeutung.

Für ein erfolgreiches Aufsuchen der euphotischen Zone müssen die Aktivitätsraten und Schwimmgeschwindigkeiten die Sinkgeschwindigkeit in den geringen Salzgehalten des Oberflächenwassers der Ostsee übersteigen. Zu dieser Leistung sind Larven bei einer

Entwicklungstemperatur von 7° C erstmals ab einem Alter von fünf Tagen in der Lage. Da die Kiefer ab dem sechsten Tage funktionsfähig sind und der „point-of-no-return“ am zehnten Tag erreicht wird, steht ihnen somit ein Zeitfenster von vier Tagen für die Aufnahme exogener Energie zur Verfügung. Wie die Kalkulationen zur Dauer des Aufstiegs der Tiere in die oberen Wasserschichten zeigen, kann dieser innerhalb weniger Stunden erfolgen. Somit erweist sich der geringe Salzgehalt im Oberflächenwasser des Bornholmbeckens allein nicht als kritischer Faktor für die Vertikalwanderung der Larven.

Auch der Temperatur kommt nur eine geringe Bedeutung für diese Vertikalwanderung zu. Zwar verkürzt eine Temperaturerhöhung die Entwicklungszeit der Tiere und somit die Zeitspanne zwischen dem Mauldurchbruch und dem Aufzehren der endogenen Energiereserven, dies erscheint jedoch vor dem Hintergrund der berechneten Dauer für die Vertikalwanderung als unwesentlich. Ein größerer Einfluß der Temperatur steht nur dann zu vermuten, wenn extreme Unterschiede zwischen den Umgebungstemperaturen unter- und oberhalb der Haloclinen auftreten.

Die Experimente zum Einfluß der Sauerstoffsättigung auf den Anteil an lebensfähigen Larven zeigen bei reduziertem Sauerstoffangebot eine erhöhte Sterblichkeit bis zum Ende der Dottersackphase. Unterhalb von 2 ml O<sub>2</sub>/l findet kein lebensfähiger Schlupf mehr statt. Dies ist in Übereinstimmung mit aus der Literatur verfügbaren Daten zur Bestimmung des notwendigen Sauerstoffangebotes für eine erfolgreiche Entwicklung von Dorscheiern. Darüber hinaus kann erstmals mit der ermittelten multiplen Regressionsgleichung die Bedeutung der Sauerstoffsättigung für das Gesamtaufkommen an lebensfähigen Larven auch oberhalb dieser Grenze im Vergleich zu 100% Sättigung berechnet werden.

Im Gegensatz zum Einfluß auf die Sterblichkeit ist die Bedeutung des Sauerstoffangebotes für die notwendige Initialwanderung relativ gering. Selbst reduzierte Sauerstoffwerte machen eine erfolgreiche Vertikalwanderung nicht unmöglich. Zwar verringern sie unterhalb von 60% Sättigung die Vertikalaktivität der Larven, jedoch nicht so weitgehend, daß damit ein Aufsuchen der höheren Wasserschichten von vorn herein unterbunden wäre.

Nur in Kombination mit Salzgehalten von 11 psu oder weniger erweisen sich Sättigungen um 20% als kritischer Faktor zur die Vertikalwanderung. Durch die geringe Aktivität bei gleichzeitig hoher Sinkgeschwindigkeit passiver Larven wird eine erfolgreiche Initialwanderung verhindert. Dies kann einen Aufstieg der Larven im Bornholmbecken in Jahren mit einem intermediären Sauerstoffminimum im Zwischenwasser negativ beeinflussen, da die Tiere entsprechende Wasserschichten nicht durchschwimmen können. Wesentlich

häufiger sind solche Bedingungen allerdings im Gotlandbecken anzutreffen, wo sie ein erfolgreiches Aufsuchen der euphotischen Zone in weiten Teilen unterbinden können und somit eine erfolgreiche Rekrutierung des Dorschbestandes erschweren.

Generell wird deutlich, daß die für das Überleben notwendige vertikale Initialwanderung von den Larven des Dorsches in der Ostsee ohne Probleme bewerkstelligt wird und sie somit für das Überleben der Tiere keinen begrenzenden Faktor darstellt. Die parallel zur morphologischen Entwicklung ablaufenden Verhaltensänderungen ermöglichen den Tieren eine erste recht schnelle Vertikalwanderung zu einem Zeitpunkt, zu der sie biologisch sinnvoll und für das Überleben notwendig ist. Der Erfolg dieser Wanderung kann allerdings durch besondere Sauerstoff- und Salzgehaltsbedingungen gefährdet werden.

## **6. Danksagung**

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Dietrich Schnack für die Unterstützung der vorliegenden Arbeit sowie für Geduld und Muße bei der Betreuung und offene Ohren bei auftretenden Problemen.

Ebenfalls herzlichen Dank an Dr. Kai Wieland für die Anregung des Themas und insbesondere die Bereitstellung unveröffentlichter Daten sowie für die Ruhe während der Experimente an Bord.

Prof. Dr. Harald Rosenthal und Dr. Uwe Waller danke ich für die Beratung und Unterstützung beim Entwurf der Versuchsanlage.

Den Herren Rudolf Lühje, Dirk Jarosch und insbesondere Svend Mees sei gedankt für ihre vielfältige Hilfe mit Gerätschaften und technischem Fachwissen.

Dr. Fritz Köster und den anderen Kollegen des CORE-Projektes sei gedankt für die gute Zusammenarbeit, insbesondere auf See. Hier seien auch nicht vergessen die Besatzung und Schiffsführung von F.S. „ALKOR“. Ebenfalls Dank an Dr. Anders Nissling für die gute Kooperation im Rahmen der Experimente.

Mein besonderer und allerherzlichster Dank gilt natürlich meiner Frau, die während der Seereisen und Laborexperimente oft auf ein geregeltes Familienleben verzichten mußte. Unsere Tochter Nele sei hier mit einbezogen.

Abschließend ein riesiges Dankeschön an meine Eltern, ohne deren langjährige Unterstützung diese Arbeit nicht denkbar gewesen wäre.

## 7. Literaturverzeichnis

- Alderdice, D.F. & C.R. Forrester, 1971. Effects of salinity, temperature, and dissolved oxygen on early development of the pacific cod (*Gadus macrocephalus*). J. Fish. Res. Bd. Canada 28(6): 883-902.
- Anderson, J.T. & B. de Young, 1994. Stage-dependent density of cod eggs and larvae (*Gadus morhua* L.) in Newfoundland waters. ICES mar. Sci. Symp. 198: 654-665.
- Bailey, K.M. & C.L. Stehr, 1986. Laboratory studies on the early life history of the walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 99: 233-246.
- Colt, J., 1984. Computation of dissolved gas concentrations in water as functions of temperature, salinity, and pressure. American Fisheries Society Special Publ. 14, 154 S., Bethesda, Maryland.
- Coombs, S.H., R.K. Pipe & C.E. Mitchell, 1981. The vertical distribution of eggs and larvae of Blue Whiting (*Micromesistius poutassou*) and Mackerel (*Scomber scombrus*) in the Eastern North Atlantic and North Sea. Rapp. P.-v. Reun. CIEM. 178: 188-195.
- Dahmen, K. 1995. Vertikalverteilung und produktionsbiologische Bedeutung des Mesozooplanktons im Bornholmbecken (Südliche Ostsee). Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel Nr. 273, 194 pp.
- Davis, M.W. & B.L. Olla, 1994. Ontogenetic shift in geotaxis for walleye plock, *Theragra chalcogramma*, free embryos and larvae: potential role in controlling vertical distribution. Environ. Biol. Fishes 39: 313-318.
- Ellertsen, B., P. Solemdal, T. Strømme, S. Tilseth, T. Westgård, E. Moksness & V. Øiestad, 1980. Some biological aspects of cod larvae (*Gadus morhua* L.). Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. 17: 29-47.
- Ellertsen, B., P. Solendal, S. Sundby, S. Tilseth, T. Westgaard & V. Øiestad, 1981. Feeding and vertical distribution of cod larvae in relation to availability of prey organisms. Rapp. P.-v. Reun. CIEM. 178: 317-319.
- Finn, R.N., H.J. Fyhn & M.S. Evjen, 1995. Physiological energetics of developing embryos and yolk-sac larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*). I. Respiration and nitrogen metabolism. Mar. Biol. 124: 355-369.
- Grønkjær, P. & K. Wieland, 1997. Ontogenetic and environmental effects on vertical distribution of cod larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 154: 91-105.
- Gjoesaeter, J. & S. Tilseth, 1988. Spawning behaviour, egg and larval development of the myctophid fish *Benthosema pterotum*. Mar. Biol. 98(1): 1-6.

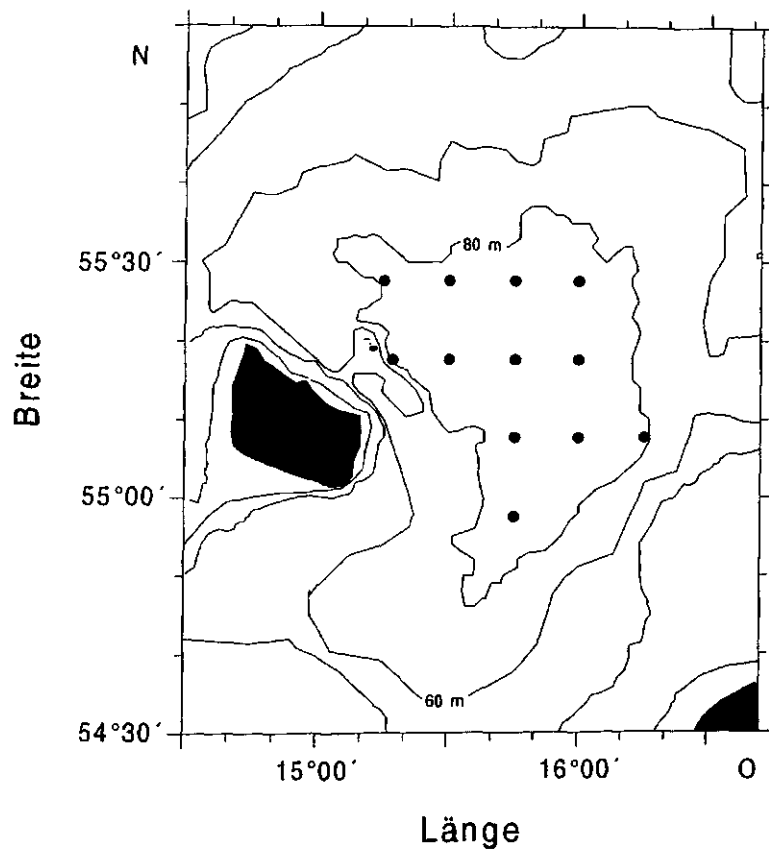
- Huse, I. & A.B. Skiftesvik, 1990. A PC-aided video based system for behaviour observation of fish larvae and small aquatic invertebrates. *Aquacul. Eng.* 9: 131-142.
- Kaufmann, R., 1990. Respiratory cost of swimming in larval and juvenile cyprinids. *J. Exp. Biol.* 150: 343-366.
- Kändler, R., 1944. Untersuchungen über den Ostseedorsch während der Forschungsfahrten mit dem R.F.D. "Poseidon" in den Jahren 1925-1938. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforsch. Neue Folge* 11(2): 137-245.
- Kendall, A.W., L.S. Incze, P.B. Ortner, S.R. Cummings & P.K. Brown, 1994. The vertical distribution of eggs and larvae of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Fish. Bull.* 92: 540-554.
- Kjorsvik, E., T. van der Meeren, H. Kryvi, J. Arnafinnson & P.G. Kvenseth, 1991. Early development of the digestive tract of cod larvae, *Gadus morhua* L., during start-feeding and starvation. *J. Fish. Biol.* 38: 1-15.
- Krauss, W. & B. Brügge, 1991. Wind-produced water exchange between the deep basins of the Baltic. *J. Phys. Oceanogr.* 21: 373-384.
- Matthäus, W. & H. Franck, 1992. Characteristics of major Baltic inflows – a statistical analysis. *Cont. Shelf. Res.* 12: 1375-1400.
- Mielck, W. & C. Künne, 1935. Fischbrut- und Planktonuntersuchungen auf dem Reichsforschungsdampfer "Poseidon" in der Ostsee, Mai-Juni 1931. *Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland* 19: 1-20.
- Müller, A. & T. Pommeranz, 1984. Vertical distribution of fish eggs in the Bornholm Basin. *Int. Symp. Early Life History of Fishes and 8<sup>th</sup> Annual Larval Fish Conference, Vancouver* 1984.
- Neilson, J.D., R.I. Perry, P. Valerio & K.G. Waiwood, 1986. Condition of Atlantic cod *Gadus morhua* larvae after the transition to exogenous feeding: morphometrics, buoyancy and predator avoidance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32: 229-235.
- Nissling, A., 1994. Survival of eggs and yolk-sac larvae of Baltic cod (*Gadus morhua* L.) at low oxygen levels in different salinities. *ICES mar. Sci. Symp.* 198: 626-631.
- Nissling, A. & L. Westin, 1991. Egg mortality and hatching rate of Baltic cod (*Gadus morhua*) in different salinities. *Mar. Biol.* 111: 29-32.
- Nissling, A., P. Solemdal, M. Svensson & L. Westin, 1994. Survival, activity and feeding ability of Baltic cod (*Gadus morhua*) yolk-sac larvae at different salinities. *J. Fish. Biol.* 45: 435-445.
- Ohldag, S., D. Schnack & U. Waller, 1991. Development of Baltic cod eggs at reduced oxygen concentration levels. *ICES C.M.* 1991/J:39.

- Olla, B.L. & M.W. Davis, 1990: Effects of physical factors on the vertical distribution of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* under controlled laboratory conditions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 105-112.
- Olla, B.L., M.W. Davis, C.H. Ryer & S.M. Sogard, 1996. Behaviour determinants of distribution and survival in early stages of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*: a synthesis of experimental studies. Fish. Oceanogr. 5 (Suppl. 1): 167-178.
- Plikshs, M., M. Kalejs & G. Grauman, 1993. The influence of environmental conditions and spawning stock size on the year-class strength of the eastern Baltic cod. ICES C.M. 1993/J: 22.
- Plikshs, M., H.H. Hinrichsen, F. Köster, J. Tomkiewicz & V. Berzins, 1999. Baltic cod reproduction in the Gotland Basin: annual variability and possible causes. ICES C.M. 1999/Y: 31.
- Pittman, K., A.B. Skiftesvik & L. Berg, 1990. Morphological and behavioural development of halibut, *Hippoglossus hippoglossus* (L.), larvae. J. Fish. Biol. 37: 455-472.
- Rosenthal, H., 1968. Schwimmverhalten und Schwimmgeschwindigkeit bei den Larven des Herings *Clupea harengus*. Helgoländer wiss. Meeresunters. 18: 453-486.
- Skiftesvik, A.B., 1992. Changes in behaviour at onset of exogenous feeding in marine fish larvae. Can. J. Fish. aquat. Sci. 49: 1570-1572.
- Skiftesvik, A.B., 1994. Impact of physical environment on the behaviour of cod larvae. ICES mar. Sci. Symp. 198: 646-653.
- Skiftesvik, A.B. & I. Huse, 1987. Behaviour studies of cod larvae, *Gadus morhua* L. Sarsia 72: 367-368.
- Strodtmann, S., 1906. Laichen und Wandern der Ostseefische. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland 7: 133-216.
- Tilseth, S. & B. Ellertsen, 1984. Food consumption rate and gut evacuation processes of first feeding cod larvae (*Gadus morhua* L.). In: The Propagation of Cod, *Gadus morhua* L., Part 1. [eds: E. Dahl, D.S. Danielssen, E. Moksness & P. Solemdahl] Floedevigen Rapportser, No. 1: 145-166.
- Thompson, B.M. & J.D. Riley, 1981. Egg and larval development studies in the North Sea cod (*Gadus morhua* L.). Rapp. P.-v. Reun. CIEM. 178: 553-559.
- Voss, R., H.H. Hinrichsen & M. St. John, 1999. Variations in the drift of larval cod (*Gadus morhua* L.) in the Baltic Sea: Combining field observations and modelling. Fish. Oceanogr. 8(3): 199-211.

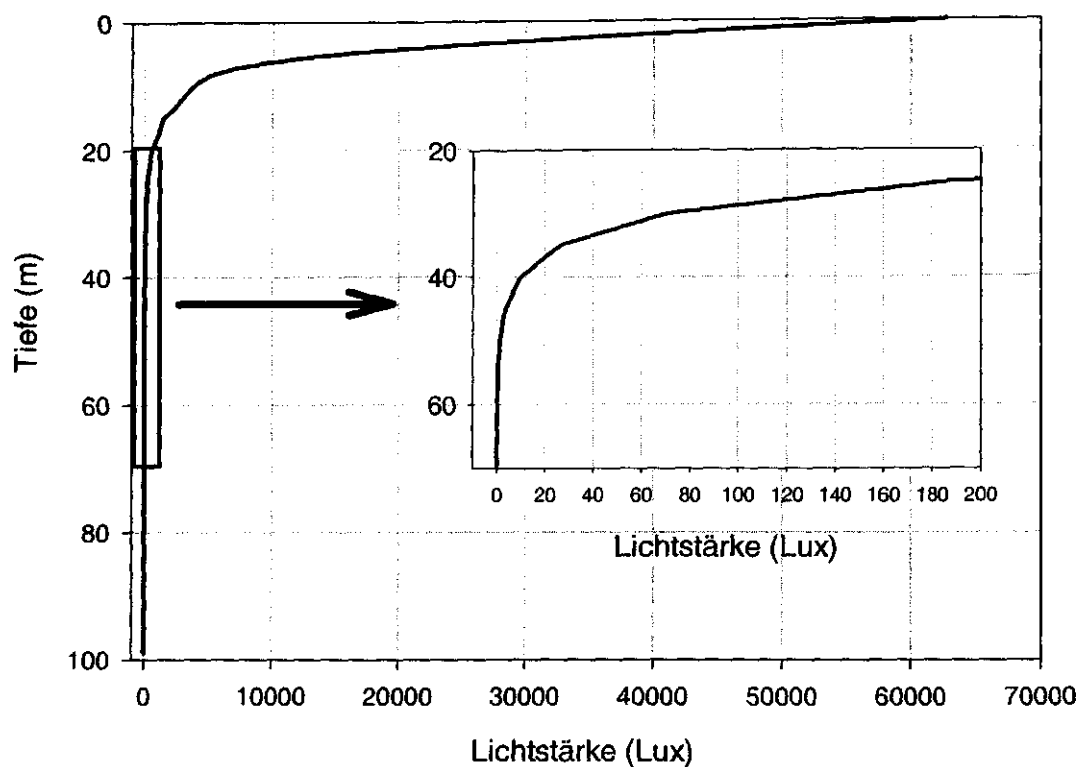


- Waller, U. & H. Rosenthal, 1995. The migratory behaviour of yolk-sac larvae of cod, *Gadus morhua*. ICES C.M. 1995 / L:14.
- Westin, L. & A. Nissling, 1991. Effects of salinity on spermatozoa motility, percentage of fertilized eggs and egg development of Baltic cod (*Gadus morhua*), and implications for cod stock fluctuations in the Baltic. Mar. Biol. 108: 5-9.
- Westernhagen, H. von, 1970. Erbrütung der Eier von Dorsch (*Gadus morhua*), Flunder (*Pleuronectes flesus*) und der Scholle (*Pleuronectes platessa*) unter kombinierten Temperatur- und Salzgehaltsbedingungen. Helgoländer Wiss. Meeresunters. 21: 21-102.
- Wieland, K. 1988. Distribution and mortality of cod eggs in the Bornholm Basin (Baltic Sea) in May and June 1986. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6: 331-340.
- Wieland, K. 1995. Einfluß der Hydrographie auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der Eier des Ostseedorsches (*Gadus morhua callarias*) im Bornholmbecken, südliche zentrale Ostsee. Ber. Inst. f. Meeresk. Kiel Nr. 266, 114 pp.
- Wieland, K. & F. Zuzarte, 1991. Vertical distribution of cod and sprat eggs and larvae in the Bornholm Basin (Baltic Sea) 1987-1990. ICES C.M. 1991/J:37.
- Wieland, K., U. Waller & D. Schnack, 1994. Development of Baltic cod eggs at different levels of temperature and oxygen content. Dana 10: 163-177.
- Wieland, K. & A. Jarre-Teichmann, 1997. Prediction of vertical distribution and ambient development temperature of Baltic cod, *Gadus morhua* L., eggs. Fish. Oceanogr. 6: 172-187.
- Yin, M.C. & J.H.S. Blaxter, 1987. Escape speeds of marine fish larvae during early development and starvation. Mar. Biol. 96: 459-468.
- Yin, M.C. & J.H.S. Blaxter, 1989. Cruising speeds during early development and starvation of marine fish larvae. Oceanol. Limnol. Sin. Haiyang Yu Huzhao 20(1): 1-9 (in Chinesisch, Abstract in Englisch).

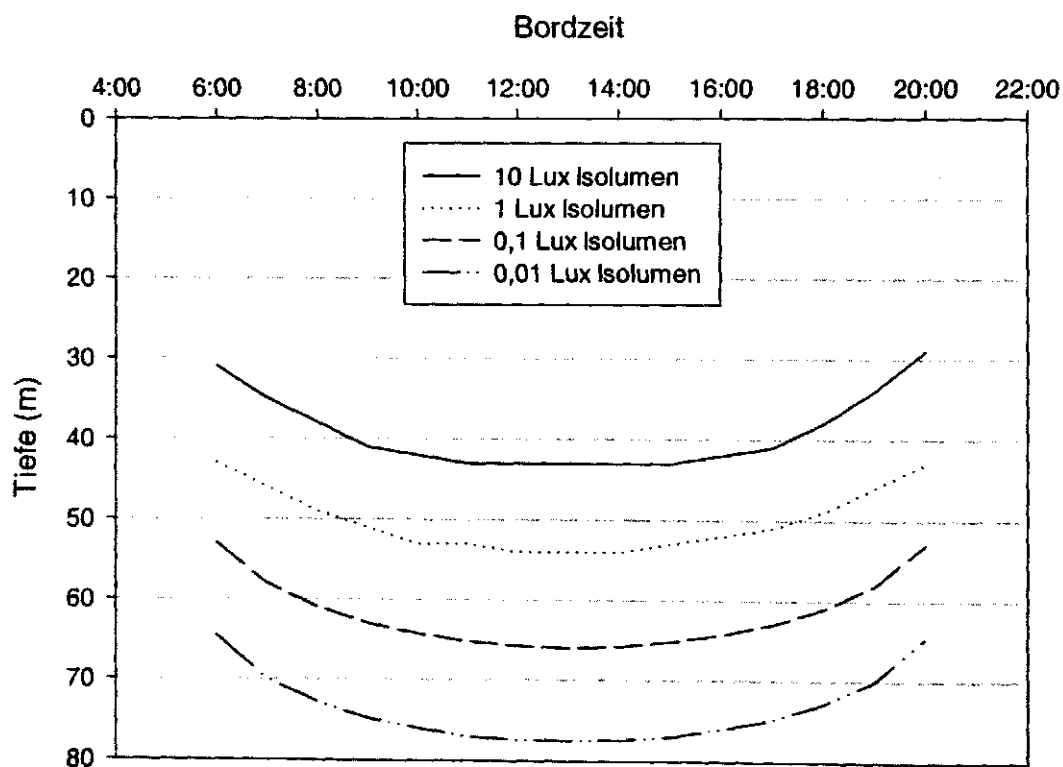
## 8. Anhang



**Abb. A1:** CTD-Stationen im Bornholmbecken mit mehr als 80 m Wassertiefe.  
Aus diesen 12 Stationen wurde das mittlere Vertikalprofil für Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoff berechnet.



**Abb. A2:** Abnahme der Strahlungsstärke mit der Wassertiefe im Bornholmbecken (Juli 1994). Mittelwerte einer Tagesaufnahme (6:00 Uhr bis 21:00 Uhr) bei diffusem Sonnenlicht. Der Ausschnitt verdeutlicht die Situation von 20 bis 70 m Wassertiefe.



**Abb. A3:** Tagesgang ausgewählter Isolumen im Bornholmbecken (27.07.94).

**BERICHTE AUS DEM INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**  
Verzeichnis der veröffentlichten Arbeiten

(Auskünfte über die vorangegangenen Veröffentlichungen erteilt die Bibliothek)

- 
- |            |                             |   |
|------------|-----------------------------|---|
| 250 (1994) | SAYIN, E.                   | Modelling Water and Salt Exchange through the Belt and Sound  |
| 251 (1994) | MEYERHÖFER, M.              | Plankton-Pigmente und deren Abbauprodukte als Biomarker zur Beschreibung und Abschätzung der Phytoplankton-Sukzession und -Sedimentation im Nordatlantik  |
| 252 (1994) | THETMEYER, H.               | Respiration von <i>Gobiusculus flavescens</i> und <i>Pomatoschistus minutus</i> bei spontaner Schwimmaktivität  |
| 253 (1994) | QUACK, B.                   | Leichtflüchtige Halogenkohlenwasserstoffe in der marinen Atmosphäre: Bestand, Herkunft und Massenbilanzen über Nord- und Ostsee   |
| 254 (1994) | REUSCH, T.B.H.              | Factors structuring the <i>Mytilus</i> - and <i>Zostera</i> -community in the Western Baltic: an experimental approach (Strukturbestimmende Faktoren für die <i>Mytilus</i> - und <i>Zostera</i> -Gemeinschaft der westlichen Ostsee: ein experimenteller Ansatz) |
| 255 (1994) | KOEVE, W.                   | New Production of Phytoplankton in the tropical and subarctic North Atlantic  |
| 256 (1994) | OSCHLIES, A.                | Assimilation of Satellite Altimeter Data into an Eddy-Resolving Primitive Equation Model of the North Atlantic Ocean  |
| 257 (1994) | DÖSCHER, R.                 | Die thermohaline Zirkulation in einem numerischen Modell des Nordatlantischen Ozeans: quasistationäre Zustände und Adaptationsprozesse  |
| 258 (1994) | KRAUSS, W.                  | Sonderforschungsbereich 133 "Warmwassersphäre des Atlantiks" — Eine Dokumentation —   |
| 259 (1994) | NEHRING, ST.                | Dinoflagellaten-Dauercysten in deutschen Küstengewässern: Vorkommen, Verbreitung und Bedeutung als Rekrutierungspotential   |
| 260 (1994) | HOLFORT, J.                 | Großräumige Zirkulation und meridionale Transporte im Südatlantik   |
| 261 (1994) | KÖSTER, F.W.                | Der Einfluß von Bruträubern auf die Sterblichkeit früher Jugendstadien des Dorsches ( <i>Gadus morhua</i> ) und der Sprotte ( <i>Sprattus sprattus</i> ) in der zentralen Ostsee  |
| 262 (1994) | AUF DEM VENNE, H.           | Zur Verbreitung und ökologischen Bedeutung planktischer Ciliaten in zwei verschiedenen Meeresgebieten: Grönlandsee und Ostsee   |
| 263 (1995) | DETMER, A.                  | Verbreitung, Abundanz und Bedeutung von autotrophem Pico- und Nanoplankton in polaren, temperierten und subtropischen Regionen  |
| 264 (1995) | HUMBORG, CH.                | Untersuchungen zum Verbleib der Nährstoff-Frachten der Donau  |
| 265 (1995) | DIAZ, H.F.<br>ISEMER, H.-J. | Proceedings of the International COADS Winds Workshop, Kiel, Germany, May 31 — June 2, 1994<br>(In Verbindung mit National Oceanic and Atmospheric Administration NOAA)   |
| 266 (1995) | WIELAND, K.                 | Einfluß der Hydrographie auf die Vertikalverteilung und Sterblichkeit der Eier des Ostseedorsches ( <i>Gadus morhua callarias</i> ) im Bornholmbecken, südliche zentrale Ostsee   |

- 
- |            |  |  |
|------------|--|--|
| 267 (1995) | FUHRHOP, R.  | Fehleranalyse passiver Mikrowellenmessungen des Special Sensor Microwave / Imager  |
| 268 (1995) | PULFRICH, A.   | Reproduction and Recruitment in Schleswig-Holstein Wadden Sea Edible Mussel ( <i>Mytilus edulis</i> L.) Populations  |
| 269 (1995) | HEISE, S.  | Der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Bildung von exopolymerer Substanz (EP) durch ein marines Bakterium  |
| 270 (1995) | SENOCAK, T.  | Schwermetalluntersuchung an Fischen der deutschen Ostseeküste (Kliesche <i>Limanda limanda</i> ; Flunder <i>Platichthys flesus</i> ; Hering <i>Clupea harengus</i> und Dorsch <i>Gadus morhua</i> )              |
| 271 (1995) | SCHORIES, D.   | Populationsökologie und Massenentwicklung von <i>Enteromorpha</i> spp. (Chlorophyta) im Sylter Wattenmeer  |
| 272 (1995) | KÖRTZINGER, A.   | Anthropogenes CO <sub>2</sub> im Nordatlantik<br>Methodische Entwicklungen und Messungen zur Quantifizierung des anthropogenen CO <sub>2</sub> -Signals  |
| 273 (1995) | DAHMEN, K.   | Vertikalverteilung und produktionsbiologische Bedeutung des Mesozooplanktons im Bornholm-Becken (Südliche Ostsee)  |
| 274 (1995) | SCHRADER, M.   | Ein Dreiskalenmodell zur Berechnung der Reflektivität der Ozeanoberfläche im Mikrowellenfrequenzbereich  |
| 275 (1995) | PALM, H.W.   | Untersuchungen zur Systematik von Rüsselbandwürmern (Cestoda: Trypanorhyncha) aus atlantischen Fischen   |
| 276 (1995) | PIKER, L.  | Dynamik der Sulfatatum und ihre Bedeutung für die Kohlenstoff-Mineralisierung in Ostsee-Sedimenten   |
| 277 (1995) | BLANZ, TH.   | Dokumentation und Massenbilanz des Chlorbiphenyl-Eintrags der Oder in die Südpommersche Bucht  |
| 278 (1995) | GROSSKLAUS, M.   | Niederschlagsmessung auf dem Ozean von fahrenden Schiffen  |
| 279 (1995) | NEUGUM, A.   | Systematische Einflüsse auf die Bestimmung der Schubspannung mit der "Dissipationsmethode" auf See   |
| 280 (1995) | PFANNKUCHE, O.<br>HOPPE, H.-G.<br>THIEL, H.<br>WEIKERT, H. | BIO-C-FLUX — Biologischer Kohlenstofffluß in der bodennahen Wasserschicht des küstenfernen Ozeans<br>Schlußbericht für den Förderzeitraum 1.1.1990-31.12.1994  |
| 281 (1995) | ZANGENBERG, N.   | Die Zirkulation des Oberflächen- und des Tiefenwassers im Südlichen Brasilianischen Becken   |
| 282 (1995) | HEVIA, M.  | Ein Simulationsmodell zum Einfluß intensiver Lachszucht auf die Umwelt und Auswirkungen standortbedingter Umweltparameter auf das Wachstum des atlantischen Lachses ( <i>Salmo salar</i> L.) an der Küste Chiles |
| 283 (1996) | LUNDGREEN, U.  | Aminosäuren im Nordatlantik: Partikelzusammensetzung und Remineralisierung   |

- 
- 284 (1996) MEIER, H.E.M. Ein regionales Modell der westlichen Ostsee mit offenen Randbedingungen und Datenassimilation
- 285 (1996) THUROW, F. Estimation of the total fish biomass in the Baltic Sea during the 20th century
- 286 (1996) EFTHIMIOU, S. Performance of juvenile and ongrowing common Dentex (*Dentex dentex*, L. 1758, Sparidae) in relation to nutrition under culture
- 287 (1997) STUTZER, S. Modellierung der mittleren Zirkulation im Südatlantik
- 288 (1997) SIEDLER, G.  
ZENK, W. Untersuchungen zu den tiefen Wassermassen und planktologische Beobachtungen im tropischen Westpazifik während der SONNE-Fahrt Nr. 113 (TROPAC)
- 289 (1997) JAHN, A. Ökophysiologische Untersuchungen an *Macoma balthica* (Bivalvia) und *Cyprideis torosa* (Ostracoda) über Anpassungen an den Umweltfaktor Schwefelwasserstoff
- 290 (1997) SANDERS, D. Alkenone in sedimentierenden Partikeln im Nordostatlantik: Regionale und saisonale Variabilität
- 291 (1997) BRUHN, R. Chlorierte Schadstoffe in Schweinswalen (*Phocoena phocoena*): Verteilung, Akkumulation und Metabolismus in Abhängigkeit von der Struktur
- 292 (1997) SEILERT, H.E.W. Freilanduntersuchungen zur Verteilung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. in einem zweifach geschichteten Ästuar
- 293 (1997) KAREZ, R. Factors causing the zonation of three *Fucus* species (Phaeophyta) in the intertidal zone of Helgoland (German Bight, North Sea) Testing the validity of Keddy's 'competitive hierarchy model'
- 294 (1997) DYNAMO GROUP DYNAMO - Dynamics of North Atlantic Models: Simulation and assimilation with high resolution models
- 295 (1997) DONNER, G. Beziehungen zwischen Struktur und Funktion bakterieller Gemeinschaften in Mikrokosmos- und Freiwasser-Chemoklinen
- 296 (1997) WIRYAWAN, B. Mesozooplankton dynamics in the northern Adriatic Sea and the influence of eutrophication by the river Po
- 297 (1997) FUHRHOP, R.  
SIMMER, C.  
SCHRADER, M.  
HEYGSTER, G.  
JOHNSEN, K.-P.  
SCHLÜSSEL, P. Study of Remote Sensing of the atmosphere and surface ice
- 298 (1997) BROWN, A.W. Mikroorganismen als mögliche Indikatoren zur Beurteilung des Wasser- und Sedimentzustandes im Bereich küstennaher Zuchtanlagen für die Regenbogenforelle (*Oncorhynchus mykiss*)
- 299 (1997) WIEDEMAYER, W. Analysis of the benthic food web of a mangrove ecosystem at noreastern Brazil

- 
- |            |  |   |
|------------|--|---|
| 300 (1998) | ENGEL, A.                                | Bildung, Zusammensetzung und Sinkgeschwindigkeiten mariner Aggregate  |
| 301 (1998) | BIASTOCH, A.                             | Zirkulation und Dynamik in der Agulhas-Region anhand eines numerischen Modells  |
| 101 (1982) | SIEDLER, G.                              | SI-Einheiten in der Ozeanographie   |
| (1988)     |  | SI Units in Oceanography  |
| (1998)     |  | 2. revidierte Auflage   |
|            |  | 3. revidierte Auflage   |
| 302 (1998) | KNOLL, M.<br>MÜLLER, T.J.<br>SIEDLER, G. | ESTOC/CANIGO cruises with FS POSEIDON:<br>cruises 202/1, 212, 233, 237/3  |
| 303 (1998) | LOTZE, H.K.                              | Population dynamics and species interactions in macroalgal blooms:<br>abiotic versus biotic control at different life-cycle stages                            |
| 304 (1998) | FÜG, C.                                  | Validierung des hydrologischen Zyklus des BALTEX-Gebietes im<br>Regionalmodell REMO mit Mikrowellenbeobachtungen vom Satel-<br>liten aus                      |
| 305 (1999) | RICK, S.                                 | The spring bloom in the German Bight:<br>Effects of high inorganic N:P ratios on the phytoplankton<br>development   |
| 306 (1999) | KRIEST, I.                               | The influence of phytoplankton aggregation on sedimentation -<br>A model study  |
| 307 (1999) | PALM, H.W.<br>KLIMPEL, S.<br>BUCHER, CH. | Checklist of metazoan fish parasites of German coastal waters   |
| 308 (1999) | HILLEBRAND, H.                           | Effect of biotic interactions on the structure of microphytobenthos   |
| 309 (1999) | SELLMER, C.                              | Phytoplanktologische Studien im westlichen Arabischen Meer<br>zur Zeit des SW-Monsuns<br>- Ein Beitrag zum Verständnis des regionalen Kohlenstoffkreislaufs - |
| 310 (1999) | KÖHL, A.                                 | An adjoint method for the assimilation of statistical characteristics<br>into eddy-resolving ocean models   |
| 311 (1999) | EDEN, C.                                 | Interannual to interdecadal variability in the North Atlantic Ocean   |
| 312 (1999) | ROHLF, N.                                | Verhaltensänderungen der Larven des Ostseedorsches ( <i>Gadus<br/>morphua callarias</i> ) während der Dottersackphase   |